ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ 72
9
СЕНТЯБРЬ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ • ТОМ 72 (1987) № 9

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А. Л. Тахтаджян (*главный редактор*), А. Е. Васильев (*зам. главного редактора*), Ю. Л. Меницкий (*зам. главного редактора*), Б. Н. Норин (*зам. главного редактора*), Капралова Т. И. (*отв. секретарь*), И. О. Байтулин, Э. Ц. Габриэлян, Б. Н. Головкин, Н. И. Караева, Л. И. Малышев, Г. Ш. Нахуцришвили, Л. И. Орел, К. М. Сытник, Х. Х. Трасс, С. С. Харкевич, А. А. Яценко-Хмелевский.

EDITORIAL BOARD

A. L. Takhtajan (*Editor-in-Chief*), Yu. L. Menitssky (*Associate Editor*), B. N. Norin (*Associate Editor*), A. E. Vassilyev (*Associate Editor*), T. I. Kapralova (*Secretary*), I. O. Baytulin, E. Ts. Gabrielian, B. N. Golovkin, N. I. Karaeva, S. S. Kharkevich, L. I. Malyshev, G. Sh. Nakhutzrishvili, L. I. Oryol, K. M. Sytnik, H. H. Trass, A. A. Yatsenko-Khmelevsky.

УДК 581.524

Б. Н. Норин

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ТЕОРИИ ФИТОЦЕНОЛОГИИ. ЦЕНОТИЧЕСКАЯ СИСТЕМА, ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОТНОШЕНИЯ, ФИТОГЕННОЕ ПОЛЕ

B. N. NORIN. SOME THEORETICAL PROBLEMS OF PHYTOCOENOLOGY. COENOTICAL SYSTEM, COENOTICAL RELATIONS, PHYTOGENIC FIELD

> Критикуя, часто столько же разрушая, сколько и создавая, наука постоянно открывает новые факты, законы и теории.
>
> *Дж. Бернал* (1956 : 27)

Предлагается провести в печати обсуждение основных теоретических положений фитоценологии. В статье рассмотрены понятия системы вообще, фитоценотической системы, ценотических отношений, фитогенного (по А. А. Уранову) и ценогенного (по А. Е. Катенину) полей. Автор не согласен с определением фитоценотической системы В. И. Василевичем (1983) и исходя из правильного толкования последним ценотических отношений показывает непоследовательность его в понимании объекта фитоценологии, а также анализирует смешение им фитоценологии и экологии (биогеоценологии). Предложены две аксиомы фитоценологии: 1) материальная фитоценотическая система — это группа совместно произрастающих растений, между которыми существуют ценотические отношения; 2) ценотическими системообразующими отношениями растений в материальных системах являются топические отношения, при которых одни растения трансформируют среду в такой степени, что это влияет на состав или обилие (массу, количество особей) других растений. Для понимания организации материальных фитоценотических систем (ценоячеек, синузий, растительных сообществ и некоторых других) важны понятия о фитогенном и ценогенном полях, в пределах которых проявлиются ценотические системообразующие влияния элементов (отдельных особей растений или их групп) в фитоценотических системах разных уровней.

Главные положения отечественной классической теории фитоценологии были сформулированы еще в 30-х годах текущего столетия в трудах В. Н. Сукачева, А. П. Шенникова и других основоположников этой науки. С тех пор фитоценологами получено огромное количество фактических данных, в связи с чем появились новые концепции по ряду теоретических положений, одни из которых были сразу признаны и развиваются, другие нашли признание спустя многие годы после появления, причем некоторые из них противоречат классическим теоретическим положениям, третьи же были преданы забвению или из-за их недоказанности, или потому, что они не укладывались в рамки классической теории, хотя часть из них заслуживает внимания и признания. Все это свидетельствует о том, что, по-видимому, необходимо широкое обсуждение основ фитоценологии, чтобы увязать многие противоречивые положения в достаточно строгую теорию.

Попытку по-новому сформулировать основы теории фитоценологии с учетом значительного числа исследований последних двух-трех десятилетий предпринял В. И. Василевич в монографии «Очерки теоретической фитоценологии» (1983). В связи с тем что взгляды автора отличаются необычностью подхода к теории фитоценологии, оригинальностью воззрений на ряд основополагающих понятий этой науки, его положения, коренным образом отличающиеся от общепризнанных, заслуживают значительно более детального обсуждения,

© Издательство «Наука». «Ботанический журнал». 1987

чем это возможно в рецензии на книгу, — необходимы не просто оценка монографии в целом, а критическое рассмотрение кредо автора, общего фундамента его теории и более или менее развернутое обоснованио признания или неприемлемости отдельных основных его положений. И здесь я сразу же должен сказать, что во многих случаях буду проводить оценку взглядов не только Василевича, но и тех авторов, воззрения которых он признает и на которые опирается, хотя я и не буду ссылаться на этих авторов, так как размеры журнальных статей не позволяют всегда возвращаться к истории вопросов. Таким образом, данный анализ нужно рассматривать шире, чем просто анализ взглядов Василевича, несмотря на то что ссылки будут делаться на его воззрения. Из тех же соображений я не могу обсуждать весь круг теоретических вопросов, а затрону лишь те, которые, на мой взгляд, составляют основу фитоценологии. И еще — я согласен с Василевичем в том, что нельзя опровергать или доказывать те или иные теоретические положения на отдельных конкретных примерах, а нужно обосновывать свои доводы построениями, логически строго увязанными со всей системой теоретических положений фитоценологии (конкретные примеры могут приводиться лишь для иллюстрации, пояснения тех или иных теоретических положений). Я надеюсь, что в этом читатели не усмотрят оторванности теоретических выкладок от реальности: естественно, что вся теория фитоценологии строится на эмпирических данных, но не на случайных и единичных, а обобщенных и логически непротиворечивых. При этом следует сказать, что построение теории должно основываться на аксиомах науки, но в фитоценологии они, к сожалению, не сформулированы, хотя, по-видимому, можно попытаться их выявить. И последнее — я не считаю свои выводы непогрешимыми, в них, так же как и в выводах Василевича, вероятно, есть слабые места. Широкое же обсуждение теоретических основ фитоценологии, которое желательно провести в печати, лишь послужит на пользу науки.

Системный подход к теории фитоценологии

Василевич в своей книге применил системный подход к разработке теории фитоценологии, и этот подход несомненно перспективен. То, что системный подход приложим к фитоценологии в полной мере, ни у кого, вероятно, не вызывает сомнений, тем более что фитоценологи с момента зарождения своей науки интуитивно применяли его при изучении растительного покрова, хотя в то время и не могли формулировать его основные постулаты.

В связи с тем что я при рассмотрении вопросов теории фитоценологии также применяю системный подход, необходимо в наиболее общей форме определить мое понимание системы и ценотической системы в частности и дать общие исходные положения системного анализа для последующего приложения их к частной теории фитоценологии. Так же как и Василевич, примем из очень большого множества определений то, которое наиболее подходит для объектов экологического уровня. Общепринятого определения системы не существует, брать же то, которое установлено математиками или, скажем, лингвистами, нелогично. Итак, возьмем довольно общее определение, сформулированное А. С. Кравцом (1970 : 44—45) и принятое также Василевичем: «Система — это специфически выделенное из окружающей среды целостное множество элементов, объединенное между собой совокупностью внутренних связей и отношений» (цит. по: Василевич, 1983). Можно привести также определение одного из основоположников теории систем Л. фон Берталанфи (1973 : 29): «Система может быть определена как совокупность элементов, находящихся в определенных отношениях друг с другом и со средой». Хотя последнее определение, как отмечает и Василевич, слишком широко, для нас существенно то, что среда, в которой существует система, не входит в эту систему и что система объединена внутренними связями, отношениями. Эта особенность системы отмечена и в определении Кравца.

Исходя из данных определений, как впрочем и из большинства других, для анализа системы необходимо выделить элементы, из которых она состоит, и внутренние, системообразующие связи и отношения. Понимание элементов в общем виде не требует пояснений — это то, что вступает во взаимодействия, взаимосвязи, что имеет отношения с другими объектами, понятиями, категориями системы; это — состав системы. Элемент выступает в системе как целое, хотя он может быть и очень сложным по своему строению и обладать различной степенью целостности. В связи с этим и сам элемент может быть рассмотрен как система, а система, в которую он входит, — как элемент следующей, более крупной системы. Не требует особых пояснений и понимание взаимосвязей и взаимоотношений элементов в системе. Следует лишь отметить, что объекты, элементы могут вступать в самые разные отношения с другими объектами, образуя в зависимости от этого разные системы, поэтому при анализе каждой из них необходимо установление существенных, системообразующих отношений. Один и тот же объект может рассматриваться как несколько разных систем в зависимости от того, какие элементы в нем выделяются и каков характер связей, принятых как системообразующие (Василевич, 1972; Норин, 1980). Василевич правильно подчеркивает, что «при выделении конкретной системы учитываются лишь так называемые системообразующие отношения» (с. 17).[1] Необходимо еще отметить, что системы могут быть материальные и абстрактные. Цель моей статьи — рассмотрение в основном материальных систем, создающихся в растительном покрове, в связи с чем я не буду делать существенных различий между терминами «взаимосвязь», «взаимодействие», «взаимоотношения», хотя Василевич относит термин «взаимодействие» лишь к материальным системам, а «взаимоотношение» — преимущественно к абстрактным. Обратим внимание еще на одно положение теории систем, а именно, что системы бывают дискретные, в которых связи между элементами могут быть не непосредственными, а осуществляются через среду (это большинство биологических надорганизменных систем), и «жесткие», с жесткофиксированными связями элементов (см.: Малиновский, 1970 : 14). Все эти положения теории систем достаточно тривиальны и общепризнаны, поэтому нет необходимости их обосновывать, тем более что они детально рассмотрены Василевичем.

Сейчас же необходимо обсудить ряд вопросов теории систем (частично уже в приложении к фитоценологии), которые решаются Василевичем не столь бесспорно. Определение системы, данное Кравцом и принятое Василевичем, дает возможность отделить систему от несистемы. Однако в дальнейшем Василевич приводит свое, сильно отличающееся определение системы, которое, строго говоря, не является следствием синтеза им взглядов исследователей. Оно таково: «Система — это такая совокупность элементов, которая связана внутри себя отношениями, отражающими сущностные свойства элементов, гораздо более сильными между элементами данной системы, чем отношения с элементами, не входящими в нее, или с другими системами» (с. 20). Подчеркну, что это определение выделено им курсивом. Но оно, с моей точки зрения, вызывает ряд возражений. Прежде всего определение должно давать критерии отличия данного класса объектов от других объектов — в нашем случае отличия систем от несистем. Здесь же основное внимание уделяется тому, как одну систему отделить от другой, как провести границу между системами. Ведь из предыдущего моего рассмотрения взглядов на систему, как и из анализа, проведенного Василевичем, совершенно ясно, что несистема отличается от системы не силой внутренних системообразующих связей элементов (на что делает упор Василевич), а отсутствием системообразующих связей. Я должен подчеркнуть, что речь идет не о связях вообще, а о системообразующих связях. В системе такие связи элементов есть, в несистеме таких связей нет; система организована внутренними связями, несистема — неорганизованное, случайное сочетание объектов. Сила же внутренних системообразующих связей в разных системах может быть очень разной, что в ряде случаев, но далеко не во всех, может служить критерием для проведения границ между соседними системами. Несколько предваряя последующий анализ фитоценотических систем, я обращаю внимание еще на пояснение Василевича, данное к этому определению системы: «Сила связей внутри системы должна быть достаточно высокой, должно появиться что-то новое, что позволило бы говорить о системе как целом» (с. 20). Да, это правильно, что только при определенной силе связей может проявиться их системообразующее свойство, что нужно установление «порога», за которым связи становятся системообразующими, но это не значит, что внешние связи системы должны быть слабыми. Если есть системообразующие связи элементов, то есть и целое — система. Другое дело, что нужно выявление этих внутренних системообразующих связей, выяснение того, какие связи являются системообразующими, и неважно, будут ли они за этим «порогом» более слабыми или более сильными.

---

[1] В дальнейшем все ссылки на страницы без указания цитируемого источника относятся к книге Василевича (1983).

Еще одно возражение против определения системы, данного Василевичем, касается уже вопроса о границах систем. Кажется совершенно естественным, что граница системы должна проводиться там, где меняется характер системообразующей связи элементов, структура системы.[2] Это утверждает и Василевич. Внешним выражением изменения структуры системы является, хотя и не во всех случаях, смена одного набора элементов (типов элементов) другим. Однако Василевич проводит границу системы там, где отношения (связи) элементов становятся менее тесными (хотя он и добавляет: «или меняется их характер» (с. 20), но данное добавление второстепенное, если судить по его определению системы). На это можно возразить тем, что в дискретных системах, какими являются большинство надорганизменных систем, связи на границах систем не ослабевают (например, взаимодействие растений на границах растительных сообществ). Следует также сказать, что определение системы по Василевичу противоречит приводимому им далее анализу фитоценотических объектов, в частности анализу ценоячейки В. С. Ипатова (1966), признаваемой им материальной ценотической системой, так как взаимодействия растений — элементов ценоячейки нисколько не более сильны внутри ценоячейки, чем на границе соседних ячеек. «Системы—поля», по Василевичу, также не укладываются в его определение системы.

И наконец, еще одно положение в обсуждении Василевичем общих теоретических оснований, которое имеет немалые последствия в разработке им теории фитоценологии. Это положение касается «внутреннего» и «внешнего» для системы, «внутренней и внешней структуры» системы. Из всеобщего понимания системы следует, что это — совокупность элементов, связанная внутренними системообразующими отношениями. Но, конечно, любая система существует в определенном окружении, среде, которая воздействует на систему, часто даже определяет возможность ее существования; при изменении среды многие системы изменяются, сменяются другими. В применении к фитоценотической системе Василевич пишет: «Внутреннюю структуру фитоценотической системы составляют отношения между растениями, внешнюю — ее связи с окружающей средой» (с. 17) и далее — «Эту среду мы не включаем в систему» (с. 18). Не сосредоточивая внимание на чрезвычайно неудачном, на мой взгляд, выражении «внешняя структура», безусловно, следует согласиться с данными положениями. Но у Василевича далее выступает точка зрения, противоречащая его определению системы, коренным образом меняющая его же представления. Цитирую: «Не так важно, внутренним или внешним фактором определяется существование системы, гораздо важнее результат. Если в совокупности элементов возникает какая-то целостность, общие свойства и упорядоченность, то ее можно считать системой» (с. 13). Значит, внутри системы может не быть системообразующих связей, если ее целостность и упорядоченность обусловлены лишь внешними связями. Если система организована внешними связями, то внутренние связи, зависимости ее элементов даже могут отсутствовать. В таком случае очень сильно и неопределенно расширяется понимание системы. Причем тогда здесь характер взаимоотношений элементов внутри системы

---

[2] Характер системообразующей связи элементов системы я (Норин, 1980) вслед за целым рядом исследователей (Свидерский, 1962; Мамзин, 1964; Василевич, Ипатов, 1967, 1969; Веденов, Кремянский, 1969; Овчинников, 1969; Ипатов, 1971, и др.) считаю структурой системы, хотя понятие структуры в теории систем, как и в биологии, не столь однозначно (см.: Мазинг, 1973).

(на чем строится понятие системы), если она организована внешними связями? Такое обоснование организованности системы внешними связями (вразрез с определением сущности системы) нужно Василевичу в дальнейшем для того, чтобы доказать организованность фитоценотических систем внешней средой, внешними экологическими факторами. Не этот ли подход является причиной того, что, поставив задачу рассмотрения фитоценотических систем, автор большую часть книги посвятил экологическим системам (системам другого, более высокого уровня) и большая часть примеров взята им из экологии? Возникает вопрос, какой же уровень биологических надорганизменных систем рассматривает Василевич, какие системы он считает фитоценотическими? Во «Введении» и главе 1 он как будто считает объектом фитоценологии фитоценотические системы, растительность, отделяя фитоценологию от биогеоценологии или учения об экосистемах (экологии в широком понимании). Однако тут же начинается смешение этих наук и объектов их изучения. Он говорит, что «в данной работе речь пойдет лишь об определенной категории систем, которым можно дать общее название — экологические» (с. 21), хотя ранее определил фитоценологию как науку, которая изучает основные признаки и закономерности строения и организации фитоценотических систем, состоящих из растений, объединенных ценотическими отношениями (с. 3). Не включая среду, в которой существует фитоценотическая система, в саму систему и считая ее лишь каналом, пассивным передатчиком связей в фитоценотических системах (с. 14, 18), Василевич в то же время считает, что эта система может быть организована внешними связями (с. 13, 17), взаимоотношениями со средой, т. е. фактически он включает среду как элемент в фитоценотическую систему, превращая последнюю в экологическую. Рассмотрение особенностей экологических систем не входит в круг вопросов моей статьи, поэтому я далее буду касаться данной темы лишь постольку, поскольку это будет связано с объектами фитоценологии. Сейчас же лишь скажу, что смешение Василевичем объектов фитоценологии и экологии (биогеоценологии) приводит к полной неопределенности содержания фитоценологии, даже вплоть до ее отрицания как науки и признания только экологии.

В заключение рассмотрения общих вопросов системного анализа обратим внимание еще раз на иерархию систем. Каждая система при переходе на новый, более высокий уровень будет являться в свою очередь элементом более крупной и сложной системы. В настоящее время многие исследователи (Лавренко, 1964, 1971; Завадский, 1966; Тимофеев-Ресовский, Тюрюканов, 1966; Василевич, Ипатов, 1967, 1969, и др.) устанавливают ряд уровней организации биологических систем. Эти уровни в значительной мере условны, так как критерии выделения надорганизменных уровней организации у каждого автора свои и в зависимости от детальности исследования внутри этих уровней могут устанавливаться еще и подуровни (Лавренко, 1971), которые при данной условности можно считать уровнями. В приложении к геоботанике вполне можно считать, что в растительном покрове существуют системы различных уровней сложности, образующие иерархическую лестницу, начиная от самых простых, элементарных и кончая системой растительного покрова Земли. Иерархию территориальных единиц растительного покрова приводят, в частности, в своих работах В. Б. Сочава (1968, 1972), С. А. Грибова и Т. И. Исаченко (1972) и др. С позиций системного подхода вполне логично считать, что если элементами простейшей, элементарной фитоценотической системы являются особи растений, то элементами более сложных систем необходимо рассматривать уже эти простейшие ценотические системы. Например, если считать элементарной ценотической системой ценоячейку, то элементами более сложных систем (например, синузий) будут уже не отдельные растения, а ценоячейки, в то же время синузии явятся элементами еще более сложных систем — фитоценозов и т. д. Василевич выделяет среди низших уровней организации надорганизменных систем популяционно-ценотический и экосистемный. Не касаясь экосистемного уровня, системы которого, как я говорил, не входят в круг объектов фитоценологии, возьмем лишь популяционно-ценотический. И здесь принципиально нельзя согласиться с ним в выделении элементов систем данного уровня. Следствием сложной иерархии, возможной в ценотических системах данного уровня (далее мы ее обсудим детально), должны быть разные элементы этих систем, а в связи с этим и разная структура (характер связей) в них. Василевич признает существование ценотических связей лишь между отдельными растениями, особями, в результате чего логически получается совершенно не соответствующий действительности вывод о том, что единственной материальной ценотической системой в растительном покрове является ценоячейка, а единственно возможным элементом материальной ценотической системы может быть только отдельная особь растения, что все фитоценотические системы крупнее ценоячейки являются уже не материальными, а абстрактными системами.

Объекты фитоценологии. Ценотические отношения в растительном покрове

Начнем обсуждение с объекта фитоценологии. Традиционна точка зрения, что это — растительное сообщество. Василевич же считает предметом изучения фитоценологии растительность. Если стоять на позиции А. П. Шенникова (1934, 1964), который различал «растительность» и «растительный покров» и относил к первой лишь растительные сообщества, а ко второму и растительные сообщеотва, и агрегации (неопределенные группировки с сильноразреженным произрастанием растений, между которыми нет взаимодействий),[3] то вполне можно было бы признать непринципиальность расхождений Василевича с общепринятой точкой зрения — ведь по сути безразлично, считать ли основным объектом растительность (состоящую только из растительных сообществ) или растительное сообщество. Но дело в том, что Василевич, как и многие другие геоботаники, относит к растительности любую совокупность растений на какой-либо площади вне зависимости от их сомкнутости и силы взаимодействий между ними (с. 25), т. е. относит к ней и неопределенные группировки. А это уже принципиальное расхождение со взглядом классиков фитоценологии на предмет этой науки, что коренным образом меняет остальные основные теоретические положения фитоценологии, так как каждое из них тесно связано с другими, образующими единую систему фитоценологических понятий.

Но может быть, прав Василевич? Может быть, действительно фитоценологическими объектами являются не только растительные сообщества, но и неопределенные группировки-агрегации? Рассмотрим данное предположение исходя из высказываний самого Василевича. Он говорит: «Фитоценотические объекты состоят из растений, объединенных определенными отношениями, которые мы назовем ценотическими. . .» (с. 3) и далее — «Топические отношения между растениями, проявляющиеся в конкуренции в самом широком ее понимании, мы и будем считать фитоценотическими отношениями» (с. 23), а топическими отношениями являются те, при которых «одни организмы меняют среду в сторону. благоприятную или неблагоприятную для других организмов» (с. 22). Так имеются ли в неопределенных группировках-агрегациях фитоценотические отношения, существуют ли в этих группировках, представленных одиночными, сильноразреженными растениями, топические отношения? Ответ может быть лишь однозначным — нет, не имеются. Но отсюда следует, что растительные группировки при какой-то степени разреженности, а именно неопределенные группировки-агрегации, уже не являются фитоценотическими объектами,[4] а раз так, то и не любая растительность (в определении Василевича) может быть предметом фитоценологии, значит, он не прав в своем понимании этого предмета. А его ссылки на сложившуюся практику исследований не могут служить критерием истины.

---

[3] Существование неопределенных группировок, не принадлежащих к растительным сообществам, отмечали и другие геоботаники (Алехин, 1924. 1935; Пачоский, 1925; Кац, 1936; Корчагин. 1956; Марков, 1958, 1962; Быков, 1970; Ниценко, 1971, и др.), в том числе и В. Н. Сукачев (1934 и др.), впервые употребивший термин «аггрегация» (в последние годы этот термин обозначается как «агрегация»).

[4] Сам Василевич, обсуждая далее (с. 106) фитоценотические системы, говорит, что таких систем нет в «очень разреженной растительности, где нет никакого взаимодействия между растениями, где каждое из них совершенно изолировано».

Остается классическое понимание основного объекта фитоценологии — растительное сообщество. Правда, это классическое понимание исходя из правильного описания критериев фитоценологических объектов Василевичем («растения, объединенные ценотическими отношениями» и т. д. — см. приведенные мною цитаты) не охватывает весь их набор. В растительном покрове могут существовать самостоятельно и другие ценотические объединения растений — синузии, хотя и рассматриваемые в этом случае многими авторами как растительные сообщества. При некотором же расширении определения ценотических отношений (если считать таковыми все топические отношения, в том числе и благоприятствующие, не ведущие к конкуренции, — а для такого их понимания, как мы увидим далее, имеются все основания) к объектам фитоценологии присоединится еще более широкий круг образований, в частности комплексы синузий, комплексы фрагментов растительных сообществ, комплексы сообществ и др., и в таком случае предметом фитоценологии будет действительно растительность, но понимаемая в объеме, предложенном Шенниковым. Василевич задается при этом вопросом: а что делать с неопределенными группировками, какая наука будет их изучать? Сейчас я пока отложу ответ на этот вопрос, чтобы обсудить предварительно ряд других.

Но, может быть, Василевич не прав в своем определении ценотических отношений, может быть, специфическими ценотическими отношениями, «системообразующими в фитоценотических системах» (с. 22), являются не только топические отношения? Ведь в таком случае изменятся и круг объектов фитоценологии, предмет фитоценологии, понимание фитоценотической системы, а также и ряд остальных положений этой науки. Существует мнение, причем довольно широко распространенное, что ценотическими отношениями являются все те, что имеются в растительном сообществе. Василевич рассматривает разные категории отношений между организмами, косвенно обсуждая данное широко распространенное мнение, беря за основу классификацию биоценологических (симфизиологических) связей В. Н. Беклемишева (1951), но присоединяя к ним еще и «генетические» (с. 22—23). Доказательства, приводимые при обсуждении этого вопроса Василевичем, верны, т. е. правильно, что трофические, фабрические и «генетические» связи не являются существенными (системообразующими) и специфическими для фитоценотических систем. Следует лишь добавить, что нет оснований сужать топические ценотические отношения только до конкурентных, так как в природе существуют благоприятные топические отношения растений разных более или менее далеко расположенных растительных сообществ, не имеющие следствием конкурентные отношения между этими растениями. Детальную классификацию взаимоотношений между растениями в растительных сообществах дал Е. М. Лавренко (1959). Он делит их на 2 группы: прямые, или непосредственные, и косвенные взаимоотношения. Прямые отношения (паразитические, симбиотические, физиологические, эпифитные и часть механических) — это трофические и фабрические связи (по Беклемишеву). Косвенные же взаимоотношения (средообразующие и конкурентные), а также биохимические с полным правом относятся к топическим. Из этого деления и описания данных взаимоотношений в работе Лавренко видно, что не только конкурентные топические отношения являются ценотическими — последние шире и охватывают все топические связи (по Беклемишеву), т. е. средообразующие, конкурентные и биохимические отношения (по Лавренко), хотя значение этих отношений в создании ценотических систем различно. Другие связи и отношения растений либо нередко отсутствуют в сообществах, т. е. необязательны для них (паразитические, симбиотические, физиологические, механические, эпифитные), либо свойственны и одиночно расположенным растениям, либо относятся к биологическим системам уже другого уровня — не к фитоценотическим, а к биоценотическим, экологическим (например, форические). Таким образом, Василевич прав в определении ценотических отношений растений — это топические отношения между растениями, но он необоснованно сузил их только до непосредственных конкурентных (хотя и в самом широком понимании конкуренции). Я считаю, что нет никаких оснований исключать из ценотических отношений все те топические положительные связи, которые возникают при совместном произрастании растений ввиду того, что они и возникают именно только при образовании группировок растений, точнее при образовании фитоценотических группировок, так как агрегации также являются группировками, но лишенными ценотических отношений. Более широкое понимание ценотических отношений растений, а именно как благоприятных, так и неблагоприятных топических, свойственно большинству фитоценологов. Следует также сказать, что никто из них не мыслит существования фитоценотической системы без наличия в ней ценотических отношений между растениями. По-видимому, это одна из аксиом фитоценологии, а именно, что материальная фитоценотическая система — это группа совместно произрастающих растений, между которыми существуют ценотические отношения. И вот именно данные группы совместно произрастающих растений (независимо от их размеров, строения и т. д.), между которыми существуют ценотические отношения, т. е. истинно фитоценотические системы, и являются материальным предметом фитоценологии.

Возвращаясь же к воззрениям Василевича, нужно отметить, что в первых фразах книги (с. 3) он определяет фитоценологию как науку о фитоценотических системах, а в дальнейшем относит к объектам фитоценологии неопределенные группировки-агрегации, не являющиеся системами (даже по его определению системы), и экологические системы, являющиеся объектом более высокого уровня рассмотрения.

Но как определить, есть ли у совместно растущих растений ценотические отношения? Как определить, изменена ли среда растениями в такой степени, что это изменение уже является благоприятным или неблагоприятным для других растений, что оно становится топически значимым, существенным для них? Воздействие особей растений на другие особи становится системообразующим, когда оно достигает определенной силы, когда переходит через тот «порог» (Шенников, 1964; Миркин, 1970), после которого начинает проявляться существенное воздействие одного растения на другое. «Порог» системообразующего влияния растений в некоторой мере условен, и критерии его установления не выработаны. Шенников говорил, что «можно уловить порог влияния, т. е. ту степень сближенности, при которой испытываемые растения изменяют среду настолько, что это начинает отражаться на их собственном росте и развитии» (1964 : 35). М. В. Марков (1958) считал, что ценотические отношения возникают тогда, когда сфера влияния одного растения наложится на сферу влияния другого, в результате чего одно растение по отношению к другому сделается фактором среды. В принципе то же самое утверждают Т. А. Работнов (1966) и К. А. Куркин (1973), выдвигая положение о степени контактности между особями, т. е. о такой сближенности, при которой их воздействие на другие особи становится существенным. Ранее я (Норин, 1966, 1968) определял порог ценотического влияния как такой, при котором у испытывающих воздействие растений изменяется возобновление, в связи с тем что последнее является комплексным и легкоучитываемым показателем состояния растений, их жизненности (степень развития, масса, количество продуцируемых ими семян и т. д.), позднее же дал более общее определение ценотических отношений растений — при них изменяются состав или обилие (масса, количество особей) окружающих растений (Норин, 1979). Василевич говорит о большей силе взаимоотношений элементов внутри системы по сравнению с несистемой, но конкретно в фитоценотической системе не определяет эту силу; он лишь отмечает, что топические отношения между растениями приводят к изменению жизненности конкурирующих растений и к выпадению некоторых из них (с. 23). Более точное определение порога ценотического влияния одних растений на другие, по-видимому, невозможно.

Анализ ценотических отношений растений позволяет нам сформулировать и другую аксиому фитоценологии, а именно, что ценотическими системообразующими отношениями в материальных системах являются такие топические отношения, при которых одни растения трансформируют среду в такой степени, что это влияет на состав или обилие (массу, количество особей) других растений. В ценотической системе могут существовать и иные отношения растений, нередко оказывающие большое влияние на ее состав и строение, но во многих ценотических системах они могут отсутствовать, т. е. они не всеобщи и поэтому не могут считаться ценотически системообразующими.

Фитогенные и ценогенные поля. Индивидуальные и синергические[5] влияния

При практическом анализе взаимоотношений растений и определении границ ценотических систем большую помощь оказывает понятие о фитогенном поле, которое впервые было сформулировано А. А. Урановым (1965), как пространство, в пределах которого среда приобретает новые свойства, определяемые присутствием данной особи растения. Понятия, аналогичные фитогенному полю, были выдвинуты также Б. А. Быковым (1973) — «эдасфера», R. T. Lange, T. Reynolds (1981) — «halo-effects», R. Andrzejewski, E. Symonides (1982) — «ареал особи». К настоящему времени проведено уже большое количество исследований по выявлению особенностей фитогенных полей у разных видов растений — их размерам, характеру и силе влияний на растения других видов (Абрамова, Коняев, 1970; Лащинский, Гинзбург, 1972; Уранов, Михайлова, 1974; Лащинский, 1975, 1981, 1982; Михайлова, 1975, 1977б; Уранов, Григорьева, 1977; Галанин и др., 1977, 1979; Заугольнова, Михайлова, 1978; Демьянов, 1978, 1980, 1982; Самойлов, 1980, 1983; Галанин, 1980; Пааль Т., Пааль Я., Харин, 1981; Самойлов, Тархова, 1983; Деморенко, 1983; McAuliffe, 1984a, b; Котов, Кузьмина, 1986). Уранов (1968 : 192) указывает, что «можно считать практической границей поля ту область пространства, где воздействие данного растения на среду становится меньшим, чем воздействие других растений или агентов иной природы» и что «взаимодействие видов осуществляется в том случае, если имеет место полное или частичное совпадение фитогенных полей». Из этих высказываний Уранова, а также из более поздних его работ и работ его учеников видно, что фитогенное поле — это та область пространства, в пределах которой одно растение через преобразование среды воздействует на другие растения. В фитогенном поле особи создаются благоприятные и неблагоприятные топические воздействия ее на другие растения. Неблагоприятные топические отношения (конкуренция) — это перехват одними особями вещества и энергии в ущерб другим особям. Благоприятные топические отношения — это такая трансформация среды, которая идет на пользу другим особям.

Как следует из понятия о фитоценотической системе, фитогенные поля растений, входящих в элементарное фитоценотическое образование, должны хотя бы частично перекрываться, чтобы взаимодействия между особями перевалили порог ценотического системообразующего влияния. В результате в фитоценотической системе создается фитогенное поле популяции (Уранов, Михайлова, 1974; Михайлова, 1975, 1977б), фитогенное поле фитоценоза (Уранов, 1977), интегральное фитогенное поле (Куркин, 1977). Катенин (1972) назвал это пространство ценогенным полем. Сейчас важно отметить одну особенность ценогенного поля, на которую в теории фитоценологии не обращали должного внимания, хотя многие исследователи приводили ее в качестве примера влияния растительных группировок на окружающее пространство. Эта особенность заключается в том, что ценогенное поле охватывает пространство более широкое, чем площадь образующих его отдельных фитогенных полей, и тем шире, чем крупнее растительная группировка. Приводимые в литературе примеры касаются довольно крупных группировок: влияния лесов на водоразделах на природу окружающих пространств, лесных полос на прилегающие поля, верховых болот на окружающую растительность; различия влияний заросших и развеваемых песков в пустыне на природные условия районов их распространения и т. п. Данная особенность ценогенного поля является следствием того, что за границами фитогенного поля влияние отдельной особи на другие растения уже не может перевалить порог ценотического воздействия, но суммарное влияние группы особей иа пространство вне их фитогенных полей достигает этого порога. В связи с такой особенностью воздействия группы растений данное пространство приобретает новое качество. Это качество — ценотическое, системообразующее воздействие группы растений как некоего целого, возникновение кооперативного (сииергического) эффекта. В данном случае группа растений выступает как элемент, воздействующий на другие группы общей своей совокупностью. О наличии взаимодействий между коллективами растений в литературе имеются данные многих исследователей (Сукачев, 1938; Городков, 1946; Сахаров, 1950; Андреев, 1954; Соколов 1956; Лавренко, 1965; Порфирьев, 1970; Ипатов, 1970, 1971; Бяллович, 1973; Дылис, 1973; Сочава, 1979; Плотников, 1984, и др.). Исследования, проведенные нами в лесотундре (Норин, 1970, 1979), показали, что между отдельными растениями преобладают конкурентные отношения, тогда как между их группами (синузиями) часты положительные взаимодействия. В. С. Ипатов (1970, 1971; Ипатов, Кирикова, 1980) также считает, что между группами растений существуют положительные приспособительные отношения, тогда как между отдельными растениями преобладает конкуренция.

---

[5] Синергия (от sinergeia) — совместное действие двух или нескольких агентов в одном и том же направлении.

Рассмотрение особенностей взаимодействий растений и их групп свидетельствует о том, что с некоторыми тезисами Василевича нельзя согласиться. Эти тезисы таковы: 1) фитогенные поля — это не пространство ценотического влияния растения на растение, а пространство ивменения тех или иных параметров среды каким-либо растением; каждая особь имеет множество фитогенных полей разных размеров, в зависимости от того, какой фактор среды мы рассматриваем (с. 29); 2) в растительном покрове взаимодействуют лишь отдельные особи, взаимовлияний коллективов растений нет (с. 45, 185); передача взаимовлияний растений по горизонтали осуществляется лишь в пределах их фитогенных полей, «системы средообразования» ограничены фитогенными полями отдельных особей (с. 29).

Если подойти к понятию фитогенного поля с фитоценологических, а не с аутэкологических позиций, то первый тезис Василевича нельзя принять, хотя он и кажется дальнейшим развитием положения Уранова о фитогенном поле особи. Действительно, в первой своей работе на эту тему Уранов (1965) определил фитогенное поле лишь как пространство изменения среды данным растением, т. е. дал ему по существу лишь экологическое толкование. Однако в дальнейших работах, выполненных им совместно с учениками, и в работах его учеников (Уранов, Михайлова, 1974; Михайлова, 1975, 1977а, б; Уранов, Григорьева, 1977; Заугольнова, Михайлова, 1978 и др.) фитогенное поле выступает как пространство, в пределах которого особь растения через изменение среды оказывает влияние на соседние растения, изменяет их состояние, т. е. оно выступает как пространство ценотического влияния растения. Таким образом, суть фитогенного поля мы должны видеть не в том, что особь изменяет те или иные параметры среды, а в том, что это изменение отражается на состоянии окружающих ее других растений вне зависимости от того, какой параметр изменен. Наибольшее пространство изменения одного из всех факторов, отражающегося на состоянии соседних растений, и ограничит фитогенное поле данной особи, которое внутри будет иметь зоны различной интенсивности действия разных факторов. Василевич, по-видимому, прав в том, что каждая особь имеет множество фитогенных полей разных размеров, но не в зависимости от того, какой фактор среды мы рассматриваем, а от разной «чувствительности» видов растений на воздействия других растений — одни виды будут «чувствовать» влияние на большом расстоянии, другие — лишь вблизи. Необходимо отметить, что размеры фитогенных полей не совпадают с размерами растений. Наблюдения ряда исследователей (Михайлова, 1975, 1977а; Заугольнова, Михайлова, 1978; Демьянов, 1980, 1982; Ярмишко, Демьянов, 1984, и др.) свидетельствуют, что размеры фитогенных полей меньше объемов, занятых корневыми системами растений, но обычно бывают больше размеров надземных частей растений. В подземной части нужна, по-видимому, определенная концентрация корней для того, чтобы особь оказала ценотическое влияние на другие растения; в надземной части органы растений оказывают действие на изменение экологических факторов на большем расстоянии. Здесь уместно сказать и о том, что А. А. Уранов и Н. Ф. Михайлова (1974; Михайлова, 1975, 1977б), выдвигая понятие о фитогенном поле популяции, считали, что это поле образуется лишь при смыкании фитогенных полей особей, но, по-видимому, ценогенное поле может образовываться и в тех случаях, когда индивидуальные фитогенные поля особей популяции не смыкаются, а в промежутках между ними концентрация корневых систем ряда особей популяции (у видов, имеющих корни) или синергическое изменение надземной среды достигнут порога, при котором возникнет ценотическое влияние на другие растения. Таким образом, ценогенное поле имеет внутреннюю (там где сомкнуты фитогенные поля особей) и внешнюю (где существует синергическое влияние группы особей) части. Это положение перекликается с высказыванием Уранова и других исследователей о том, что фитогенное поле также имеет внутреннюю и внешнюю части, однако эти высказывания очень противоречивы и неопределенны. Практически фитогенное поле в работах большинства исследователей соответствует внутренней части фитогенного поля, по Уранову, или же его минимальному фитогенному полю (Уранов, 1968; Уранов, Михайлова, 1974; Михайлова, 1975). Работнов (1984) различает «сферу использования ресурсов» — объем среды, из которого растения используют ресурсы, и «сферу средообразующего воздействия» — объем среды, на который распространяется влияние растения; последний больше, чем сфера использования ресурсов. Завершая это рассмотрение, подчеркну еще раз, что фитогенное поле — это не аутэкологическое и даже не синэкологическое понятие, а фитоценологическое, что фитогенное поле — это пространство, в котором особь оказывает ценотическое влияние на другие растения, т. е. производит такое изменение экологических условий, которое превышает порог влияний и влечет за собой изменение состава или обилия окружающих растений.

Нельзя согласиться и со вторым тезисом Василевича о том, что в растительном покрове взаимодействуют лишь отдельные особи. В этом убеждает рассмотрение фитогенных и ценогенных полей — дальность ценотического действия групп растений значительно больше, чем отдельных особей, причем носит качественно иной характер. Передача воздействия не происходит только по цепочке: растение *А* воздействует на растение *Б*, а *Б* — далее на В и т. д., но может происходить от группы $А+Б$ на группу $М+Н$. Кроме того, заключение Василевича о значительно более сильном влиянии растений по вертикали (верхний ярус на нижний) по сравнению с влиянием по горизонтали (внутри яруса) теоретически не обосновано. При доказательстве данного положения Василевич отступает от принятого им первоначально принципа не строить доказательство на разборе отдельных конкретных случаев. Сильное действие по вертикали он объясняет влиянием древесного яруса на нижние ярусы леса, а слабое действие по горизонтали — влиянием одного лугового вида на другие (с. 186). Но ведь можно привести примеры обратные: самоизреживание древостоев, разделение деревьев на классы Крафта, вытеснение березы елью при сингенетических сменах — сильное действие по горизонтали, внутри одного яруса; развитие мохового покрова на суходольных лугах, почти постоянное совместное присутствие мохового и кустарничкового яруса в лесах и т. н. — слабое влияние по вертикали, между ярусами. На этих примерах и на том, что передача влияний происходит лишь по цепочке $А \to Б \to В$, Василевич основывается для доказательства быстрого затухания взаимодействий по горизонтали, а в связи с этим и отсутствии материальных фитоценотических систем крупнее ценоячейки. Во всех материальных ценотических системах у него в качестве элемента выступает отдельное растение; он пишет: «Решая вопрос об элементах фитоценотических систем, видимо, более логично будет считать, что элементами являются особи, относящиеся к определенной экобиоморфе, члены которой неразличимы для остальных компонентов системы» (с. 15—16). При таком подходе к выделению элементов ценотических систем Василевич фактически полностью отрицает существующую иерархию ценотических систем, они все имеют у него одинаковую степень сложности, являются системами одного уровня. В результате Василевич приходит к выводу, что единственная материальная фитоценотическая система — ценоячейка; других материальных фитоценотических систем нет, т. е. исчезает и растительное сообщество как ценотическая система, оно превращается по существу только в репрезентативный набор ценоячеек (с. 42). Все другие его ценотические системы, как микрогруппировка, фитоценоз (это у него не синоним растительного сообщества), комплекс фитоценозов, не являются материальными системами. Это — абстрактные системы (с. 48). Возникает вопрос: а при чем же здесь ценотические отношения растений, детально рассматриваемые Василевичем в начале книги, на основе которых создаются материальные ценотические системы, ведь в абстрактных ценотических системах отношения элементов совсем не те (кстати, так и не раскрытые Василевичем), какие он относит к ценотическим? Где же материальные объекты фитоценологии? Разве объекты этой науки лишь абстрактные? И разве единственным реальным, материальным объектом, который должна изучать фитоценология, является ценоячейка?

Исходя из рассмотренных определений ценотических отношений и общего определения ценотических систем, в следующей статье будет обсуждена суть основных материальных фитоценотических систем, какими предварительно будем считать ценоячейку, синузию, растительное сообщество и некоторые другие.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамова Л. И., Коняев К. В. Статистическое описание размещения растений в пределах однородного массива. — Науч. докл. высш. школы Биол. науки, 1970, № 10, с. 111—116. — *Алехин В. В.* Что такое растительное сообщество? (Растительное сообщество как выражение социальной жизни у растений). Л.: Красная новь, 1924. 76 с. — *Алехин В. В.* Основные понятия и основные единицы в фитоценологии. — Сов. бот., 1935, № 5, с. 22—34. — *Андреев В. Н.* Растительный покров восточно-европейской тундры и мероприятия по его использованию и преобразованию: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1954. 35 с. — *Беклемишев В. Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1951, т. 56, вып. 5, с. 3—30. — *Бернал Дж.* Наука в истории общества. М.: Мир, 1956. 220 с. — *Берталанфи Л. фон.* История и статус общей теории систем. — В кн.: Системные исследования. 1973. М.: Наука, 1973, с. 20—37. — *Быков Б. А.* Введение в фитоценологию. Алма-Ата: Наука, 1970. 234 с. — *Быков Б. А.* Геоботанический словарь. Алма-Ата: Наука, 1973. 214 с. — *Бяллович Ю. П.* Системы биогеоценозов. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 37—47. — *Василевич В. И.* Количественные методы изучения структуры растительности. — В кн.: Итоги науки и техники. Сер. Ботаника, т. 1. М.: ВИНИТИ, 1972, с. 7—83. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с. — *Василевич В. И., Ипатов В. С.* Надорганизменные системные уровни и некоторые черты их структуры. — В кн.: Структурные уровни биосистем. М.: Наука, 1967, с. 158—172. — *Василевич В. И., Ипатов В. С.* Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней. — Журн. общ. биол., 1969, т. 30, № 6, с. 643—651. — *Веденов М. Ф., Кремянский В. И.* К анализу общих и биологических принципов самоорганизации. — В кн.: Системные исследования. 1969. М.: Наука, 1969, с. 140—155. — *Галанин А. В.* Влияние фитогенного поля на распределение растений. — Экология, 1980, № 6, с. 76—78. — *Галанин А. В., Мазинг Л. Ф., Пахомова Г. И., Шушкова С. Ф.* Распределение растений в фитогенном поле некоторых эдификаторов травянистых фитоценозов. — В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М.: Наука, 1977, с. 117. — *Галанин А. В., Неугодова Г. И., Шушкова С. Ф.* Встречаемость видов растений в фитогенном поле *Deschampsia cespitosa* (L.) Beauv. (*Poaceae*). — Бот. журн., 1979, т. 64, № 8, с. 1073—1080. — *Городков Б. Н.* Опыт классификации растительности Арктики. — Сов. бот., 1946, т. 14, № 1, с. 5—18; № 2, с. 79—84. — *Грибова С. А., Исаченко Т. И.* Картирование растительности в съемочных масштабах. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 4. Л.: Наука, 1972, с. 137—330. — *Деморенко Н. Г.* К экологии взаимоотношений злаковых растений в мелкодерновинных степях Хакасии. — В кн.: Экология растений Средней Сибири. Красноярск: Наука, 1983, с. 93—95. — *Демьянов В. А.* Метод изучения фитогенного поля древесных пород. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 9, с. 1302—1308. — *Демьянов В. А.* Анализ ценотической роли лиственницы Гмелина на крайнем северном пределе распространения древесной растительности (Таймыр). — Бот. журн., 1980, т. 65, № 7, с. 926—937. — *Демьянов В. А.* Влияние *Larix gmelinii* (*Pinaceae*) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 4, с. 500—507. — *Дылис Н. В.* Межбиогеоценозные связи, их механизмы и изучение. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 71—79. — *Завадский К. М.* Основные формы организации живого и их подразделения. — В кн.: Философские проблемы современной биологии. М.; Л.: Наука, 1966, с. 29—47. — *Заугольнова Л. Б., Михайлова Н. Ф.* Структура фитогенного поля у некоторых плотнодерновинных злаков. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, т. 83, № 6, с. 79—89. — *Ипатов В. С.* О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1966, вып. 3, с. 56—62. — *Ипатов В. С.* Некоторые вопросы теории организации растительного покрова. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 2, с. 184—195. — *Ипатов В. С.* Исследования структуры растительных сообществ: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Тарту, 1971. 55 с. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.*

Функциональный подход к синузии. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 4, с. 470—477. — *Катенин А. Е.* Принципы классификации растительных сообществ лесотундрового стационара. В кн.: Почвы и растительность восточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1972, с. 105 117. — *Кац Н. Я.* Еще о сущности фитоценоза и других вопросах фитоценологии. — Сов. бот., 1936, № 6, с. 21—27. — *Корчагин А. А.* К вопросу о характере взаимоотношений растений в сообществе. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 306—320. — *Котов С. Ф., Кузьмина Е. О.* Влияние *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) на окраску *Sphagnum magellanicum* (*Sphagnaceae*). — Бот. журн., 1986, т. 71, № 2, с. 237—239. — *Кравец А. С.* Вероятность и системы. Воронеж. кн. изд-во, 1970. 195 с. — *Куркин К. А.* Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов. — Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 137—148. — *Куркин К. А.* Вклад А. А. Уранова в учение о жизненном состоянии видов в фитоценозах и системный подход в фитоценологии. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1977, вып. 3, с. 66—73. — *Куркин К. А.* Фитоценотическая конкуренция. Системные особенности и параметрические характеристики. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 4, с. 437—447. — *Лавренко Е. М.* Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 13—75. — *Лавренко Е. М.* Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1964, № 1, с. 32—46. — *Лавренко Е. М.* Об уровнях изучения органического мира в связи с познанием растительного покрова. — В кн.: Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1965, с. 364—378. — *Лавренко Е. М.* Основные проблемы биогеоценологии и задачи биогеоценологических исследований в СССР. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 4, с. 395—408. — *Лащинский Н. Н.* О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья. — Бот. журн., 1975, т. 62, № 12, с. 1721—1727. — *Лащинский Н. Н.* Структура и динамика сосновых лесов нижнего Приангарья: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Новосибирск, 1981. 42 с. — *Лащинский Н. Н.* Структура ценопопуляций как показатель устойчивости травяных сосновых лесов Нижнего Приангарья. — В кн.: Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций растений. М.: Наука, 1982, с. 38—41. — *Лащинский Н. Н., Гинзбург Э. Х.* К методике определения влияния деревьев на структуру травяного покрова в парковых сосновых лесах Нижнего Приангарья. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол., 1972, т. 5, № 1, с. 128—131. — *Мазинг В. В.* Что такое структура биогеоценоза? — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М.: Наука, 1973, с. 148—157. — *Малиновский А. А.* Теория структур и ее место в системных исследованиях. — В кн.: Системные исследования, 1970. М.: Наука, 1970, с. 10—22. — *Мамзин А. С.* Системность живого и соотношение биологического и физико-химического. — Вопр. философии, 1964, № 6, с. 118—126. — *Марков М. В.* О доминантах фитоценоза по работам советских геоботаников. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 4, с. 504—517. — *Марков М. В.* Общая геоботаника. М.: Высш. шк., 1962. 450 с. — *Михайлова Н. Ф.* Узловые вопросы курса общей геоботаники. Уфа: Изд-во Баш. ун-та, 1970. 88 с. — *Михайлова Н. Ф.* Размещение особей одного вида относительно особей другого вида-эдификатора (к проблеме фитогенного поля): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1975. 24 с. — *Михайлова Н. Ф.* О характере взаимоотношений некоторых плотнодерновинных злаков. — В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977а, с. 100—108. — *Михайлова Н. Ф.* Об изучении фитогенного поля у плотнодерновинных злаков. — В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М.: Наука, 1977б, с. 114—116. — *Ниценко А. А.* Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Л.: Наука, 1971. 184 с. — *Норин Б. Н.* О зональных типах растительного покрова в Арктике и Субарктике. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 11, с. 1547—1568. — *Норин Б. Н.* О некоторых понятиях фитоценологии и геоботаники (в их применении к растительному покрову Крайнего Севера). — Бот. журн., 1968, т. 53, № 9, с. 1286—1294. — *Норин Б. Н.* О функциональной структуре растительных группировок лесотундры. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 2, с. 170—183. — *Норин Б. Н.* Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л.: Наука, 1979. 200 с. — *Норин Б. Н.* Растительное сообщество как система. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 4, с. 478—484. — *Овчинников Н. Ф.* Структура и симметрия. — В кн.: Системные исследования. 1969. М.: Наука, 1969, с. 111—121. — *Пааль Т. В., Пааль Я. Л., Харин В. Н.* Влияние фитогенных полей деревьев на урожайность брусники. — Раст. ресурсы, 1981, т. 17, № 1, с. 68—74. — *Пачоский И. К.* Социальный принцип в растительном царстве. — Журн. Русск. бот. о-ва, 1925, т. 10, № 1—2, с. 121—133. — *Плотников В. В.* Динамика лесных экосистем Субарктики. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 128 с. — *Порфирьев В. С.* Хвойно-широколиственные леса Волжско-Камского края: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Л., 1970. 40 с. — *Работнов Т. А.* О динамичности сочетаемости видов в луговых фитоценозах. — ДАН СССР, 1966, т. 168, № 2, с. 463—466. — *Работнов Т. А.* О конкуренции между растениями в растительных сообществах. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1984, т. 89, № 5, с. 82—94. — *Самойлов Ю. И.* Влияние фитогенного поля *Festuca ovina* L. (*Poaceae*) на восстановление лишайникового покрова после пожара. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 2, с. 255—265. — *Самойлов Ю. И.* Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (*Fagaceae*). — Бот. журн., 1983, т. 68, № 8, с. 1022—1034. — *Самойлов Ю. И., Тархова Т. Н.* Анализ фитогенных полей некоторых травянистых растений. — В кн.: Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО (Донецк, 11—14 мая 1983 г.). Л.: Наука. 1983, с. 167—168. — *Сахаров М. И.* Элементы лесных биогеоценозов. — ДАН СССР, 1950, т. 71, № 3, с. 557—560. — *Свидерский В. И.* О диалектике элементов и структуры в объективном мире и познании. М.: Мысль, 1962. 275 с. — *Соколов С. Я.* Типы борьбы за существование среди растений. — В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 507—521. — *Сочава В. Б.* Растительные сообщества и динамика природных систем. — Докл. ин-та географ. Сибири и Д. Востока. Вып. 20. Иркутск, 1968, с. 12—22. — *Сочава В. Б.* Классификация растительности как иерархия динамических систем. — Геоботаническая картография. Л.: Наука, 1972, с. 3—18. — *Сочава В. Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с. — *Сукачев В. Н.* Что такое фитоценоз? — Сов. бот., 1934, № 5, с. 4—18. — *Сукачев В. Н.* Главнейшие понятия из учения о растительном покрове. — В кн.: Растительность СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 15—37. — *Тимофеев-Ресовский Н. В., Тюрюканов А. Н.* Об элементарных биохорологических подразделениях биосферы. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1966, т. 71, вып. 1, с. 123—132. — *Уранов А. А.* Фитогенное поле. — В кн.: Проблемы современной ботаники. Т. 1. М.; Л.: Наука, 1965, с. 251—254. — *Уранов А. А.* К вопросу о сопряженности растений в фитоценозе. — В кн.: Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М.: Наука, 1968, с. 183—208. — *Уранов А. А.* Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых популяций. — В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977, с. 8—20. — *Уранов А. А., Григорьева Н. М.* К теории фитогенного поля. — В кн.: Структура и динамика растительного покрова. М.: Наука, 1977, с. 77. — *Уранов А. А., Михайлова Н. Ф.* Из опыта изучения фитогенного поля *Stipa pennata* L. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1974, т. 79, вып. 5, с. 151—159. — *Шенников А. П.* Что такое геоботаника? (К методологии геоботаники). — Бот. журн., 1934, т. 19, № 4, с. 393—401. — *Шенников А. П.* Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. 447 с. — *Ярмишко В. Т., Демьянов В. А.* Особенности строения корневых систем древесных пород в горах Крайнего Севера. — В кн.: Адаптация древесных растений к экстремальным условиям среды. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1984, с. 100—117. — *Andrzejewski R., Symonides E.* Organizacja przestrzenna populacji roślin i zwierząt. — Wiad. ekol., 1982, t. 28, № 2, s. 87—124. — *Lange R. T., Reynolds T.* Halso-effects in native vegetation. — Trans. Roy. Soc. S. Austral., 1981, vol. 105, № 3—4, p. 213—214. — *McAuliffe J. R.* Prey refugia and the distribution of two Sonoran Desert cacti. — Oecologia, 1984a, vol. 65, № 1, p. 82—85. — *McAuliffe J. R.* Sahuaro-nurse tree associations in the Sonoran Desert: competitive effects of sahuaros. — Oecologia, 1984b, vol. 65, N 3, p. 319—321.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 7 IV 1987.

SUMMARY

The concepts of system, phytocoenotical system, coenotical relations, phytogenic (according to A. A. Uranov) and coenogenic (according to A. E. Katenin) fields are discussed. The author does not agree with definition of the system by V. I. Vasilevich (1983). Using his right interpretation of coenotical relations the author demonstrates the inconsistency in the understanding the object of phytocoenology by V. I. Vasilevich. It is also underlined that V. I. Vasilevich confuses phytocoenology and ecology (biogeocoenology). Two axioms of phytocoenology are suggested: 1) Material phytocoenotical system, the group of plants growing together with coenotical system-forming relations between them; 2) The latter relations are topical (through environmental change) ones in which one plants transform environment to such an extent that this influences the composition and abundance (mass and specimen number) of other plants. In order to understand the material phytocoenotical system organization, concepts of phytogenic and coenogenic fields are important. The elements (individuals or their groups) of phytocoenotical systems of different levels operate within the limits of these fields.

УДК 581.1 : 582.662 : 581.522.5

Т. А. Глаголева, М. Г. Зейналова, Ю. В. Гамалей

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СУККУЛЕНТНЫХ ПУСТЫННЫХ РАСТЕНИЙ ИЗ СЕМ. *CHENOPODIACEAE*

T. A. GLAGOLEVA, M. G. ZEYNALOVA, YU. V. GAMALEY.

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL CHARACTERISTICS OF SUCCULENT DESERT PLANTS OF THE *CHENOPODIACEAE* FAMILY

Исследованы структурные и физиологические особенности пустынных растений из сем. *Chenopodiaceae*. Большинство из них представляет собой C_4-растения с коронарно-суккулентной анатомией фотосинтетических органов. Мезофилл дифференцирован на 3 ткани: хлоренхиму, хлоренхимную обкладку пучков, водоносную паренхиму. Композиция тканей и состав органелл в клетках варьируют значительно. Использование количественных методов структурного анализа позволило выделить несколько типов коронарной анатомии. Результаты исследований первичного фотосинтетического метаболизма свидетельствуют о его лабильности у всех изученных растений, но ее пределы зависят от особенностей структуры и специфичны для каждого структурного типа. У близких по структуре ассимиляционных органов видов диапазоны метаболической изменчивости могут перекрываться. Установлена связь между парциальным объемом органелл в тканях и скоростью процессов, локализованных в этих органеллах. По-новому оценена роль водоносной ткани: кроме возможности ее участия в темновой фиксации CO_2, она может быть источником эндогенной CO_2, выделяемой при темновом дыхании и фотодыхании. Предполагается соподчиненная иерархия морфологической, анатомической и метаболической адаптации суккулентных C_4-растений к аридным условиям.

Изучение особенностей анатомической структуры и фотосинтетического метаболизма C_3- и C_4-растений имеет целью охарактеризовать экологическую детерминированность фотосинтеза растений пустыни. Для таких исследований особый интерес представляют растения из семейства маревых (*Chenopodiaceae*), так как в его пределах можно найти большое разнообразие анатомической структуры (Carolin et al., 1975; Гамалей, Вознесенская, 1986) и фотосинтетического метаболизма (Глаголева и др., 1978; Пьянков и др., 1986).

Растения этого семейства составляют значительную часть флоры аридных засоленных территорий (Winter, Throughton, 1978; Winter, 1981). Помимо C_4-растений с различными типами кранц-анатомии, большое внимание исследователей привлекает группа суккулентных C_4-растений. У них, кроме двух слоев дифференцированной паренхимы, имеется водоносная ткань, с которой связывают функционирование САМ-пути ассимиляции CO_2 (Гедемов, 1973; Залепский и др., 1981; Биль и др., 1983а). Различия в структурной организации ассимилирующих тканей предполагают сложное взаимоотношение между ними при фотосинтезе, что делает необходимыми комплексные исследования анатомических и физиологических особенностей суккулентных растений с кранц-анатомией. Работ, выполненных в этом направлении, пока мало (Shomer-Ilan et al., 1975, 1981; Атаханов, 1986; Любимов и др., 1986).

В задачу настоящего исследования входила сравнительная анатомо-физиологическая характеристика ряда представителей семейства маревых для выяснения путей адаптации растений к аридным условиям.

Материал и методы исследования

Работу проводили в песчаной пустыне Восточных Каракумов, в районе заповедника Репетек. Были исследованы C_4-растения с суккулентными ассимилирующими органами — длительновегетирующие многолетники *Haloxylon aphyllum*, *Salsola richteri*, *Aellenia subaphylla* и однолетники *Salsola praecox*, *Horaninovia minor*, *Kochia odontoptera*, *Suaeda arcuata*, *Londesia eriantha*, *Atriplex dimorphostegia*, а также C_3-растения *Coryspermum papillosum* и *Chenopodium murale*.[1]

Анатомические исследования проводили методами световой и электронной микроскопии с последующим морфометрическим анализом снимков. Определяли объемное отношение тканей в листьях и объемные отношения органелл в клетках хлоренхимы, обкладки и водоносной паренхимы. В расчетах использовали парциальные величины объемов. Препарационная техника и методика морфометрии детально описаны в специальных работах по анатомии пустынных растений (Гамалей, 1984, 1985).

Потенциальную интенсивность фотосинтеза измеряли при насыщающей концентрации CO_2 (1 %) радиометрическим методом. Определения наблюдаемого фотосинтеза и темнового дыхания проводили с помощью инфракрасного газоанализатора INFRALIT-4 (производство ГДР), подключенного к замкнутой системе. При изучении первичного фотосинтетического метаболизма исследовали кинетику включения ^{14}C в продукты фотосинтеза. Радиохимический анализ состоял из выделения фракций и последующего определения радиоактивности веществ после их разделения с применением двухмерной тонкослойной хроматографии (Заленский и др., 1981). Определения интенсивности транспирации сделаны с помощью метода быстрого взвешивания.

Результаты

Анатомия фотосинтезирующих органов. Виды с суккулентными фотосинтезирующими органами имеют пониженный объем автотрофных тканей вследствие дифференциации основной паренхимы на ассимиляционную и водоносную ткани. Для многих из них, относящихся к сем. *Chenopodiaceae*, характерна коронарная анатомия; они отличаются особенно низким содержанием автотрофных тканей. Гистологический анализ изученных видов показал, что они заметно различаются по этому признаку (табл. 1). Обладающий дорсивентральной анатомией и C_3-типом фотосинтетического метаболизма *Chenopodium murale* имеет наибольший объем автотрофных тканей в листе и наиболее высокое отношение автотрофных тканей к гетеротрофным. Переход к изолатеральной анатомии со слабовыраженной суккулентностью, но без признаков коронарности (*Coryspermum papillosum*) ведет к снижению обоих показателей, причем в большей мере за счет увеличения доли гетеротрофных тканей.

У представителей атриплексоидной группы (*Atriplex dimorphostegia*) появляется коронарная анатомия, но она тоже еще не сочетается с заметной суккулентностью (водоносной функцией обладает только эпидерма и слаборазвитая гиподерма). Для этих растений характерен C_4-тип метаболизма. Отношение автотрофных тканей к гетеротрофным у них несколько ниже, чем у *C. papillosum*. Доля хлоренхимной обкладки в комплексе автотрофных тканей немногим меньше половины. *Londesia eriantha* по листовой анатомии сходна с *A. dimorphostegia*, но суккулентность у этого вида более выражена (имеется водоносная паренхима) и отношение автотрофных тканей к гетеротрофным соответственно ниже, чем у *A. dimorphostegia*. У вида кохиоидной группы (*Kochia odontoptera*) суккулентность еще выше: автотрофные ткани располагаются отдельными дугами, в промежутках между которыми водоносная околопучковая паренхима объединяется с водоносной гиподермой. Доля автотрофных тканей в листьях такой структуры еще меньше, сокращается одновременно и доля обкладки в автотрофных тканях. Самый низкий объем автотрофных тканей характерен для видов сальзолоидной группы (*Horaninovia minor*, *Salsola praecox*, *S. richteri*, *Aellenia subaphylla*, *Haloxylon aphyllum*), у которых хлоренхима и обкладка образуют сплошное кольцо вокруг цилиндра из водоносной парен-

---

[1] Названия растений даны по «Флоре СССР» и С. К. Черепанову (1981).

ТАБЛИЦА 1

Состав тканей в фотосинтезирующих органах пустынных растений

Тип фотосинтетического метаболизма	Тип анатомии		Вид	Парциальный объем (проценты)							Объемные отношения тканей	
				хлоренхимы $V_х$	обкладки $V_о$	водоносной паренхимы $V_{вп}$	гиподермы $V_г$	межклетников $V_{мкл}$	автотрофных тканей $V_{ат}$	гетеротрофных тканей $V_{гт}$	автотрофных к гетеротрофным $V_{ат}/V_{гт}$	обкладки к хлоренхиме $V_о/V_х$
C_3	Дорсивентральный		*Chenopodium murale*	49	—	—	—	37	49	12	4.08	—
	Изолатеральный		*Coryspermum papillosum*	46	—	14	—	29	46	25	1.84	—
C_4	Коронарный	Атриплексоидный	*Atriplex dimorphostegia*	26	17	—	15	29	43	28	1.54	0.65
Суккулентные C_4			*Londesia eriantha*	23	12	—	22	29	35	36	0.98	0.52
		Сведоидный	*Suaeda arcuata*	18	14	29	—	23	32	45	0.71	0.78
		Кохиоидный	*Kochia odontoptera*	17	10	37	—	23	27	50	0.54	0.59
		Сальзолоидный	*Horaninovia minor*	18	8	30	6	22	26	52	0.50	0.44
			Salsola praecox	17	7	41	—	21	24	55	0.44	0.41
			S. richteri	14	5	40	—	20	19	61	0.31	0.36
			Aellenia subaphylla	16	7	43	—	22	23	55	0.43	0.44
			Haloxylon aphyllum	13	5	34	4	22	18	60	0.30	0.38

ТАБЛИЦА 2

Состав и дифференциация органелл в клетках хлоренхимы и обкладки фотосинтезирующих органов пустынных растений

Тип фотосинтетического метаболизма		Тип анатомии	Вид	Парциальный объем (проценты): хлоропластов в клетках хлоренхимы V_x^x	хлоропластов в клетках обкладки V_x^0	митохондрий в клетках хлоренхимы $V_м^x$	митохондрий в клетках обкладки $V_м^0$	Объемное отношение митохондрий к хлоропластам в клетках хлоренхимы $V_м^x/V_x^x$	обкладки $V_м^0/V_x^0$	Индекс гранальности хлоропластов хлоренхимы IG_x^x	обкладки IG_x^0	Индекс дифференциации хлоропластов $ID_x = IG_x^x - IG_x^0$
C_3		Дорсивентральный	*Chenopodium murale*	18	—	0.3	—	—	—	—	—	—
		Изолатеральный	*Coryspermum papillosum*	24	—	0.4	—	—	—	—	—	—
C_4	Коронарный	Атриплексоидный	*Atriplex dimorphostegia*	25	73	0.5	12	0.02	0.16	0.15	0.65	—0.50
Суккулентные C_4		Сведоидный	*Londesia eriantha*	31	52	0.4	3	0.02	0.06	0.65	0.44	0.21
			Suaeda arcuata	25	79	0.4	8	0.02	0.10	0.20	0.76	—0.56
		Кохиоидный	*Kochia odontoptera*	31	67	0.5	3	0.02	0.04	0.59	0.06	0.53
		Сальзолоидный	*Horaninovia minor*	29	71	0.3	2	0.01	0.03	0.72	0.09	0.63
			Salsola praecox	30	68	0.3	2	0.01	0.03	0.65	0.10	0.55
			S. richteri	28	66	0.2	1	0.01	0.02	0.48	0.17	0.31
			Aellenia subaphylla	29	64	0.3	2	0.01	0.03	0.51	0.09	0.42
			Haloxylon aphyllum	28	63	0.4	2	0.01	0.03	0.44	0.28	0.16

химы и погруженных в нее проводящих пучков. Такая анатомия отличается и наименьшим объемом обкладки. Представитель сведоидной группы (*Suaeda arcuata*) по суккулентности и отношению автотрофных тканей к гетеротрофным сближается с представителями коронарно-суккулентной анатомии (сальзолоидная группа), а по доле обкладки в комплексе автотрофных тканей — с представителями коронарно-несуккулентной анатомии (атриплексоидная группа).

Ультраструктура клеток, участвующих в фотосинтезе. У всех видов независимо от анатомии и типов фотосинтетического метаболизма парциальный объем хлоропластов и митохондрий в клетках хлоренхимы одного порядка (табл. 2). В клетках обкладки объем пластид в 2—3 раза выше. Особенно большая разница между тканями по этому показателю наблюдается у *A. dimorphostegia* и *S. arcuata*. Дифференциация пластид хлоренхимы и обкладки по степени развития тилакоидной системы у всех видов с коронарной анатомией очень сильна, но носит разный характер: у видов сальзолоидной и кохиоидной групп более высокий показатель гранальности имеют хлоропласты хлоренхимы (положительные значения индекса дифференциации), а у *A. dimorphostegia* и *S. arcuata* — хлоропласты обкладки (отрицательные значения индекса дифференциации). Эти два вида резко отличаются от остальных и по объему митохондрий в клетках обкладки: он в 3—6 раз выше.

Таким образом, несмотря на разную степень суккулентности, по ультраструктурным признакам *A. dimorphostegia* и *S. arcuata* выделяются в особую группу, противоположную группе сальзолоидных видов; *K. odondoptera* и *L. eriantha* занимают промежуточное положение между ними.

Наблюдения показали, что клетки водоносной паренхимы изученных растений содержат пластиды и митохондрии, причем их число может быть почти таким же, как в клетках хлоренхимы, но их концентрация в клетках крайне низка в связи с очень большим размером и сильной вакуолизацией клеток. Парциальный объем пластид в этих клетках обычно ниже 1 %, исключение составляет водоносная паренхима листьев *S. arcuata*, где эта величина достигает 10 %, т. е. близка к показателям, характерным для клеток хлоренхимы. Несмотря на низкую концентрацию, пластиды водоносной паренхимы — типичные хлоропласты с хорошо выраженной гранальной структурой. Это показывает, что включение водоносной паренхимы в состав гетеротрофных тканей в достаточной степени условно. Более подробную информацию о структуре разных типов клеток в листьях маревых можно найти в специальной работе (Гамалей, 1985).

Показатели водного режима. Отличительной особенностью суккулентных пустынных растений является высокая оводненность тканей. Исследованные растения можно разделить на две группы: в первую входят

ТАБЛИЦА 3

Некоторые физиологические характеристики пустынных растений

Тип фотосинтетического метаболизма	Вид	Оводненность ассимилирующих органов (проценты от сырой массы)	Потенциальная интенсивность фотосинтеза (мг CO_2/г сух. массы · ч)	Наличие эффекта Варбурга
C_3	*Chenopodium murale*	80—85	60	+
	Coryspermum papillosum	75—80	70	+
C_4	*Atriplex dimorphostegia*	85—90	60	—
Суккулентные C_4-растения	*Londesia eriantha*	80—85	25	—
	Suaeda arcuata	84—95	45	—
	Kochia odontoptera	70—85	50	—
	Horaninovia minor	70—83	45	—
	Salsola praecox	82—90	55	—
	S. richteri	75—80	45	—
	Aellenia subaphylla	78—85	50	—
	Haloxylon aphyllum	74—80	40	—

A. dimorphostegia, *S. arcuata* и *S. praecox*, у которых содержание воды в тканях составляет 82—95 %; у растений второй группы (менее оводненных) оно колеблется в пределах 70—85 % (табл. 3). Последние характеризуются большей регулируемостью водного режима.

Определения интенсивности транспирации изученных растений показали, что они слабо транспирируют: потери воды не превышают 100 мг/г сыр. массы·ч. Низкие величины транспирации у этих растений коррелируют с малым числом устьиц на единицу поверхности ассимилирующих органов. Интересно отметить, что у многолетнего растения *H. aphyllum* с хорошо развитой корневой системой (и вследствие этого находящегося в благоприятных условиях водообеспеченности) величины транспирации выше и число устьиц больше (Гунин и др., 1975).

Газообмен CO_2. В табл. 3 представлены данные о потенциальной интенсивности фотосинтеза исследованных растений (из определений брали наивысшие значения). Самые высокие величины при оптимальном сочетании факторов (температура около 30° и полный солнечный свет) в период активной вегетации характерны для *C. papillosum*, *Ch. murale* и *A. dimorphostegia* — растений с нередуцированными листьями. При этом не отмечено преимущество в интенсивности фотосинтеза у C_4-растения *A. dimorphostegia* по сравнению с C_3-растением *C. papillosum*. У всех суккулентных C_4-растений наибольшие величины потенциальной интенсивности фотосинтеза составляют 40—50 мг/г сух. массы·ч. Исключением является *L. eriantha*, у которого эта величина не превышает 25 мг/г сух. массы·ч.

Интенсивность наблюдаемого фотосинтеза, по данным Н. А. Ледяйкиной, у этих растений не превышает 10 мг CO_2/г сух. массы·ч. (измерения были проведены в утренние часы, когда температура окружающего воздуха составляла 21—23°). Параллельные измерения интенсивности темнового дыхания обнаружили относительно высокие величины этого процесса у всех исследованных растений: примерно 1/3 от интенсивности наблюдаемого фотосинтеза.

Как показали определения, фотосинтез C_4-растений нечувствителен к изменению концентрации кислорода, т. е. эффект Варбурга у них отсутствует. Интенсивность темновой фиксации CO_2 у суккулентных C_4-растений невелика и, как правило, не превышает 1 % от интенсивности фотосинтеза.

Фотосинтетический метаболизм. Распределение ^{14}C среди первых продуктов фотосинтеза у изученных растений в основном отражает особенности их анатомического строения. У C_3-растений *C. papillosum* и *Ch. murale* (без коронарной анатомии) основная метка ^{14}C при 10-секундном фотосинтезе обнаружена в ФГК и фосфатах сахаров (табл. 4). У остальных растений в составе меченных по ^{14}C продуктов фотосинтеза преобладают C_4-кислоты — малат и аспартат. В результате у этих растений отношение C_4-соединений к C_3—C_6-соединениям, характеризующее участие ФЕП-карбоксилазы в первичном карбоксилировании, больше 1, тогда как у C_3-растений оно не превышает 0.1. Обнаружены также различия в количественном соотношении различных C_4-кислот, меченных ^{14}C. У представителей атриплекоидной и сведоидной групп растений среди первых продуктов фотосинтеза преобладает аспартат, вследствие чего отношение малат/аспартат не превышает 0.6. У всех изученных видов и особенно у *K. odontoptera* и *L. eriantha* отмечены существенные колебания в относительной величине метки в малате и аспартате. Эти различия оказываются в сильной степени зависимыми от засоления. Изменения распределения ^{14}C под влиянием этого фактора оказываются столь значительными, что могут перекрывать различия, характерные для малатного и аспартатного типов, выделенных по структурным признакам.

При исследовании перераспределения метки было выяснено, что убыль ^{14}C происходит у всех исследованных C_4-растений как из малата, так и аспартата, причем скорость убыли метки зависит от его пула и существенных различий между разными группами C_4-растений не отмечено (см. рисунок).

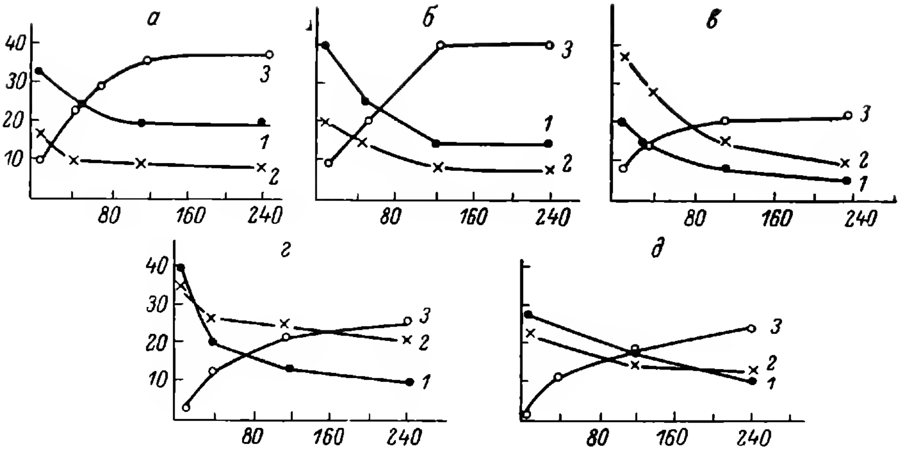
У двух представителей сальзолоидной группы растений (*H. aphyllum* и *S. praecox*) исследовали фотосинтетический метаболизм в разные часы суток при резких изменениях температурных условий. Неожиданным оказался результат по отношению C_4- к C_3—C_6-соединениям: в условиях сниженного сум-

ТАБЛИЦА 4

Распределение ^{14}C среди отдельных веществ при фотосинтезе

Тип фотосинтетического метаболизма	Тип анатомии		Вид	Экспозиция (с)	Включение ^{14}C в отдельные вещества (проценты от общей радиоактивности)						C_4 (C_3 — C_6)
					малат	аспартат	малат. аспартат	аланин	ФГК + фосфаты сахаров	сахароза	
C_3	Дорсивентральный		*Chenopodium murale*	15	—	8.0	—	20.0	28.0	9.0	0.1
	Изолатеральный		*Coryspermum papillosum*	10	3.4	2.7	1.3	3.7	49.0	2.2	0.1
C_4	Коронарный	Атриплекоидный	*Atriplex dimorphostegia*	10	24.0	54.0	0.5	9.0	—	1.0	7.8
Суккулентные C_4			*Londesia eriantha*	15 *	19.0	40.0	0.5	13.8	14.0	3.1	1.8
				10	28.0	20.0	1.0	12.0	15.0	—	2.0
		Сведоидный	*Suaeda arcuata*	10	24.0	39.0	0.6	19.0	4.0	—	2.7
		Кохиоидный	*Kochia odontoptera*	5	38.0	34.0	1.1	12.8	5.3	0.6	3.0
				15 *	25.3	48.3	0.5	12.0	5.0	1.0	
		Сальзолоидный	*Horaninovia minor*	15	40.0	20.0	2.0	21.0	7.0	8.0	1.7
			Salsola praecox	10	32.0	25.0	1.3	12.0	11.0	—	2.5
			S. richteri	10	32.0	18.0	1.8	10.0	11.0	—	2.4
			Aellenia subaphylla	10	42.0	33.0	1.3	11.0	10.0	—	3.5
			Haloxylon aphyllum	10	42.0	18.0	2.4	15.9	7.8	5.6	2.0

* Растения взяты с засоленных участков.



Кинетика включения ^{14}C в органические вещества у суккулентных C_4-растений.

По оси абсцисс — время выдерживания ассимиляционных побегов в атмосфере немеченой CO_2 после 10-секундной экспозиции в $^{14}CO_2$, мин; *по оси ординат* — радиоактивность веществ в процентах от общей радиоактивности. *а* — *Salsola praecox*, *б* — *Horaninovia minor*, *в* — *Suaeda arcuata*, *г* — *Kochia odontoptera*, *д* — *Londesia eriantha*. *1* — малат, *2* — аспартат, *3* — сахароза.

марного включения $^{14}CO_2$ в послеполуденное время это отношение уменьшалось (табл. 5), что может свидетельствовать о возрастающей роли клеток обкладки при фотосинтезе в послеполуденное время. Как известно, именно в них локализованы реакции цикла Кальвина, приводящие к образованию C_3—C_6-соединений.

ТАБЛИЦА 5

Соотношение путей первичного карбоксилирования $C_4/(C_3$—$C_6)$ у растений в разные часы суток

Вид	Экспозиция в $^{14}CO_2$ (с)	Время суток	
		11 ч	17 ч
Haloxylon aphyllum	20	5.0	2.0
	60	1.4	0.9
	120	1.0	0.8
Salsola praecox	10	5.0	1.0
	30	—	1.3
	60	2.8	—
	120	1.5	0.9

Обсуждение

Растения аридных территорий, особенно произрастающие на засоленных почвогрунтах, имеют ряд морфолого-анатомических и физиологических особенностей. Как известно, малая доступность воды в большей степени, чем действие других факторов, ограничивает их произрастание. На представителях сем. *Chenopodiaceae*, различающихся по анатомическому строению и особенностям ассимиляционной деятельности, можно проследить разные способы адаптации к условиям недостаточного водоснабжения. У C_3-растения *Coryspermum papillosum*, а также у типичного C_4-растения *Atriplex dimorphostegia* запасы воды сосредоточены в наружных тканях — эпидерме и гиподерме. Это, по-видимому, дает меньшую стабильность водного режима. Такие виды обычно не встречаются в условиях крайней аридности. В Репетеке они раньше других заканчивают цикл развития — до наступления засушливого периода.

Расположение водоносных тканей внутри фотосинтезирующих органов (виды с кохиоидным, сальзолоидным и сведоидным типами анатомии) обеспечивает бо́льшую стабильность и регулируемость водного обмена. У однолетних растений этой группы корневая система расположена поверхностно. По нашим определениям, длина корней у однолетних суккулентных C_4-растений не превышает 10 см. Поступление воды в корни этих растений в условиях засухи может происходить лишь за счет некоторого повышения влажности почвы при снижении температуры воздуха в ночные часы (за счет подъема водяных паров из нижних слоев почвы). Длительно-вегетирующие суккулентные древесно-кустарниковые растения этой группы, имея хорошо развитую корневую систему, как правило, не испытывают недостатка в воде. Их водный баланс не нарушен даже при длительной и сильно выраженной засухе (Бобровская, 1985). Полученные нами низкие величины транспирации у однолетних суккулентных C_4-растений находятся в соответствии с литературными данными в основном о длительно-вегетирующих древесно-кустарниковых растениях (Свешникова, 1979; Гунин, Дедков, 1978; Бобровская, 1985).

Относительная стабильность водного режима исследованных растений оказывает существенное влияние на их ассимиляционную деятельность: интенсивность потенциального фотосинтеза в течение дня изменяется у них мало, особенно это касается длительно-вегетирующих растений. По-видимому, для всего сем. *Chenopodiaceae* характерны относительно низкие величины потенциальной интенсивности фотосинтеза (Насыров и др., 1972; Вознесенский, 1977; Гедемов и др., 1984). По нашим данным, интенсивность потенциального фотосинтеза не зависит от принадлежности исследованных растений к тому или иному типу фотосинтетического метаболизма, а скорее связана с наличием нередуцированных листьев. Величины темновой фиксации CO_2 в период активной вегетации растений невелики. Однако в литературе имеются указания на то, что в период наибольшей засухи у суккулентных C_4-растений темновая ассимиляция CO_2 резко возрастает и может быть соизмеримой с таковой у типичных САМ-растений (Атаханов, 1986).

Исследование растений с разными вариантами коронарной анатомии дало возможность выявить своеобразные черты их фотосинтетического метаболизма, позволяющие провести еще более дробное разделение их по группам. Принадлежность растений к разным метаболическим группам, установленная ориентировочно на основании изучения ультраструктуры тканей, в основном подтверждена результатами исследований первичного фотосинтетического метаболизма. Так, у всех представителей сальзолоидного варианта коронарной структуры, составляющих однородную группу, агранальное строение хлоропластов обкладки (индекс гранальности низок — табл. 2) коррелирует с образованием преимущественно малата в первичном фотосинтетическом метаболизме — отношение малат/аспартат у них больше 1. У *A. dimorphostegia*, характерного представителя атриплексоидной группы, гранальному строению хлоропластов обкладки соответствует большее включение ^{14}C в аспартат. Что касается *Kochia odontoptera* и *Londesia eriantha*, то по анатомическим показателям они ближе к малатной группе, а по фотосинтетическому метаболизму — к аспартатной.

При анализе особенностей фотосинтетического метаболизма растений была сделана попытка использовать данные морфометрии. Удалось установить связь между объемом органелл в клетках разных тканей и скоростью процессов, протекающих в этих органеллах. Так, растения, у которых в составе первых продуктов фотосинтеза преобладает аспартат, характеризуются бо́льшим парциальным объемом митохондрий в клетках обкладки по сравнению с клетками хлоренхимы. Объемные отношения митохондрий к хлоропластам в клетках обкладки также значительно выше у растений с аспартатной направленностью фотосинтетического метаболизма (см. табл. 2). Как известно, путь метаболизации аспартата идет через образование оксалацетата, последующее декарбоксилирование которого происходит в митохондриях клеток обкладки (Kagawa, Hatch, 1975, и др.). Гипертрофия хондриома в клетках обкладки способствует активному протеканию этого процесса. Отметим, что больший объем хондриома в клетках обкладки отмечен и для злаков с аспартатным типом метаболизма (Frederick, Newcomb, 1971).

Мы придаем большое значение полученным в ходе изучения фотосинтетического метаболизма пустынных растений изменениям отношения C_4- к C_3—

C_6-соединениям в условиях высокой температуры в послеполуденное время. Мы связываем это явление с возможностью использования для фотосинтеза углекислоты не только из окружающего лист воздуха, но и эндогенной. В настоящее время достаточно трудно количественно оценить долю CO_2, выделяемой при темновом дыхании гетеротрофных тканей и ассимилирующих клеток обкладки, а также, возможно, и при фотодыхании клеток обкладки. Проведенные нами прямые измерения показали, что дыхание гетеротрофных тканей центрального цилиндра *Haloxylon aphyllum* составляет 70—80 % от общей интенсивности дыхания его ассимилирующих побегов. В клетках обкладки митохондрии находятся в тесном контакте с хлоропластами, что облегчает реассимиляцию выделяемой при дыхании CO_2.

Все изученные виды сальзолоидной группы отличаются толстыми и плотными клеточными стенками обкладки на границе с мезофиллом (Carolin et al., 1975; Вознесенская, 1976), которые могут играть роль барьера, затрудняющего диффузию CO_2. В связи с этим CO_2, образующаяся в процессах фотодыхания (Holbrock et al., 1985) и темнового дыхания, может реассимилироваться, не выделяясь в мезофилл. В настоящее время подробно исследуются особенности строения оболочки клеток обкладки и дискутируется вопрос о том, в каких случаях она преницаема для CO_2 (Вучинич, Гродзинский, 1986). Реассимиляция CO_2 может происходить также в водоносной ткани. В этой ткани обнаружена активность РДФ- и ФЕП-карбоксилаз (Shomer-Ilan et al., 1979) и показано, что хлоропласты содержат крахмал (Биль и др., 1983б).

Мы предполагаем, что водоносная ткань может играть также существенную роль в ассимиляционной деятельности суккулентных C_4-растений. Косвенным свидетельством в пользу этого предположения служат данные о том, что в дневное время pH клеточного сока у этих растений лежит в щелочной области (Заленский и др., 1981; Биль и др., 1983а). Следствием возможной реассимиляции эндогенной CO_2 является отсутствие видимого выделения CO_2 на свету даже в условиях высокой температуры, о чем свидетельствуют результаты прямых измерений газообмена (Вознесенский и др., 1984; Вознесенский, 1986).

Интересно отметить, что у растений есть и другие структурные особенности, позволяющие занасать и реутилизировать CO_2. Так, в литературе широко обсуждается функциональная роль воздухоносных полостей у высших растений, произрастающих в водоемах, где диффузия внешней CO_2 в ткани затруднена. Эти полости служат для удерживании углекислоты, выделяющейся при фотодыхании и митохондриальном дыхании (Søndergaard, Wetzel, 1980).

Возвращаясь к обсуждению вопроса об ассимиляционной деятельности исследованных нами пустынных растений в экстремальных условиях (в частности, при повышенной температуре), отметим, что изменения в фотосинтетическом метаболизме наблюдаются при относительно стабильном фотосинтезе. Такие изменения имеют адаптивное значение, так как позволяют суккулентным C_4-растениям поддерживать положительный углеродный баланс и произрастать в крайне аридных условиях. По-видимому, биохимическая адаптация осуществляется с помощью тонкой регуляции двух путей карбоксилирования — с участием РДФ- и ФЕП-карбоксилазы.

Таким образом, широко представленные в пустынной флоре растения из сем. *Chenopodiaceae* обладают рядом адаптивных признаков на разных уровнях организации (организменном, тканевом, клеточном и молекулярном), находящихся в иерархическом соподчинении. Первую и наиболее важную группу составляют биолого-морфологические признаки организменного уровня, совокупность которых получила наименование жизненной формы. Далее идут адаптивные признаки на уровне тканевой организации. Среди многих форм ксерофитов анатомическая эволюция шла по пути усиления дифференциации основной паренхимы с выделением внутри нее, дополнительно к хлоренхиме, хлоренхимной обкладки и водоносной паренхимы (коронарная, сункулентная и коронарно-суккулентная структура фотосинтезирующих органов). Увеличение числа последовательно участвующих в полном фотосинтетическом цикле клеток и их компартментов открыло возможность для усложнения метаболических схем, при этом сохранилась способность и к упрощенным метаболическим вариантам, с частичным кооперативным взаимодействием клеток разных типов или совсем без него. Гибкий метаболизм, способный быстро реагировать на изменения экологии и вследствие этого позволяющий более эффективно использовать короткие в условиях пустыни благоприятные периоды, — наиболее важное, по-видимому, преимущество растений суккулентного и коронарно-суккулентного типов, основанное на более дифференцированной внутренней структуре. Каждая из структурных групп изученных растений имеет свой специфический набор возможных метаболических схем (потенциальный метаболизм). Зависимый от многих факторов реальный метаболизм не выходит за ограничиваемые структурой пределы, но у видов близких структурных типов диапазоны потенциального метаболизма могут перекрываться и показатели реального метаболизма в связи с этим оказываться сходными или даже одинаковыми. Примеры этого встречались в полученном нами материале.

Виды с коронарной и особенно с коронарно-суккулентной структурой фотосинтезирующих органов, отличающиеся наиболее широким диапазоном метаболических вариантов, могут предположительно оцениваться как относящиеся к наиболее продвинутым среди видов пустынной флоры. Показательно, что эти структурные варианты встречаются не только в сем. *Chenopodiaceae*, но и среди представителей сем. *Portulacaceae*, *Zygophyllaceae*, *Polygonaceae*, *Aizoaceae*, многие из которых относятся к числу пионеров освоения аридных территорий. Особенно высокой устойчивостью отличаются афильные формы коронарных суккулентов (виды *Haloxylon*, *Calligonum*). Эволюция суккулентного габитуса шла параллельно с редукцией листьев, и наиболее продвинутыми оказались формы с полностью редуцированными листовыми пластинками и локализацией ассимиляционной функции в стеблевой паренхиме.

ЛИТЕРАТУРА

Атаханов Б. О. Структурная организация и функциональные особенности фотосинтетического аппарата пустынных растений сем. *Chenopodiaceae*: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Душанбе, 1986. — *Биль К. Я., Любимов В. Ю., Трусов М. Ф.* и др. Участие трех типов автотрофных тканей в суточной динамике ассимиляции CO_2 у некоторых представителей сем. *Chenopodiaceae*. — Бот. журн., 1983а, т. 68, № 1, с. 54—61. — *Биль К. Я., Любимов В. Ю., Демидова Р. Н.* и др. Феномен кооперативного функционирования в листе САМ- и C_4-фотосинтеза. — В кн.: Фотосинтетический метаболизм углерода. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1983б, с. 47—57. — *Бобровская Н. И.* Водный режим деревьев и кустарников пустынь. Л.: Наука, 1985. 96 с. — *Вознесенский В. Л.* Фотосинтез пустынных растений. Л.: Наука, 1977. 256 с. — *Вознесенский В. Л.* Об углекислотном газообмене растений. — Физиология растений, 1986, т. 33, № 2, с. 305—312. — *Вознесенский В. Л., Ледяйкина Н. А., Ахмедов А. А.* Углекислотный газообмен пустынных растений Юго-Восточных Каракумов. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 1, с. 24—32. — *Вознесенская Е. В.* Анатомические особенности ассимилирующих органов растений пустыни Каракумы. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 8, с. 1176—1184. — *Вознесенская Е. В.* Ультраструктура ассимилирующих органов некоторых видов сем. *Chenopodiaceae*. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 3, с. 342—350. — *Вознесенская Е. В., Гамалей Ю. В.* Ультраструктурная характеристика листьев с кранц-анатомией. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 10, с. 1291—1307. — *Вучинич Ж., Гродзинский Б.* Ограничивающие факторы однокомпартментного фотосинтеза и их роль в возникновении C_4-растений. — Физиология и биохимия культ. растений, 1986, т. 18, № 1, с. 6—24. — *Гамалей Ю. В.* Анатомия листа у растений пустыни Гоби. — Бот. журн., 1984, т. 69, № 5, с. 569—584. — *Гамалей Ю. В.* Вариации кранц-анатомии у растений пустынь Гоби и Каракумы. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 10, с. 1302—1314. — *Гамалей Ю. В., Вознесенская Е. В.* Структурно-биохимические типы C_4-растений. — Физиология растений, 1986, т. 33, № 4, с. 802—819. — *Гедемов Т.* Пути первичной фиксации CO_2 у растений Юго-Восточных Каракумов. — В кн.: Тез. докл. V Делегат. съезда ВБО. Киев, 1973, с. 119—121. — *Гедемов Т., Арзямова О. В.* Дневная и сезонная динамика фотосинтеза и транспирации некоторых пустынных растений Туркменистана. — В кн.: Биологические ресурсы пустынь СССР, их рациональное использование и воспроизводство. Ашхабад: Ылым, 1984, с. 17—27. — *Глаголева Т. А., Мокроносов А. Т., Заленский О. В.* Влияние кислорода на фотосинтетический метаболизм C^{14} у пустынных растений. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 2, с. 170—182. — *Гунин П. Д., Дедков В. П., Ахроменко Л. П.* Особенности суточного расхода воды на транспирацию у растений Восточных Каракумов. — Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук, 1975, № 4, с. 44—49. — *Гунин П. Д., Дедков В. П.* Экологические режимы пустынных биогеоценозов. М.: Наука, 1978. 228 с. — *Заленский О. В., Глаголева Т. А., Некучаева Е. В.* Метаболизм углерода у некоторых пустынных растений с суккулентными ассимиляционными побегами. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 5, с. 625—635. — *Любимов В. Ю., Атаханов Б. О., Биль К. Я.* Адаптация фотосинтетического аппарата растений пустыни Каракумы к экстремальным условиям. — Физиология растений, 1986, т. 33, № 5, с. 888—895. — *Пьянков В. И., Вахрушева Д. В., Бурундукова О. Л.* Типы фотосинтеза растений Центральных Каракумов и их экологическое значение. — Пробл. освоения пустынь, 1986, № 2, с. 45—54. — *Свешникова В. М.* Доминанты Казахстанских степей. Л.: Наука, 1979. 192 с. —

Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Carolin R. C., Jacobs S. W. L., Vesk M.* Leaf structure in *Chenopodiaceae.* — Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr., 1975, Bd 95, N 2, S. 226—255. — *Frederick S. E., Newcomb E. H.* Ultrastructure and distribution of microbodies in leaves of grasses with and without CO_2-photorespiration. — Planta, 1971, vol. 96, N 2, p. 152—174. — *Holbrock G. P., Jordan D. B., Chollet R.* Reduced apparent photorespiration by the C_3—C_4 intermediate species, *Moricandia arvensis* and *Panicum milioides.* — Plant Physiol., 1985, vol. 77, N 3, p. 578—583. — *Kagawa T., Hatch M. D.* Mitochondria as a site of C_4 acid decarboxylation in C_4-pathway photosynthesis. — Arch. Biochem. Biophys., 1975, vol. 167, N 2, p. 687—697. — *Nasyrov Yu. S., Lebedeva G. P., Kichitov V. K.* Photosynthesis in desert plants of Tajikistan. — In: Eco-physiological foundation of ecosystems productivity in arid zone. L.: Nauka, 1972, p. 9—11. — *Shomer-Ilan A., Beer S., Waisel Y. Suaeda monoica*, a C_4-plant without typical bundle sheaths. — Plant Physiol., 1975, vol. 56, N 5, p. 676—679. — *Shomer-Ilan A., Neumann-Ganmore R., Waisel Y.* Biochemical specialization of photosynthetic cell layers and carbon flow paths in *Suaeda monoica.* — Plant Physiol., 1979, vol. 64, N 6, p. 963—965. — *Shomer—Ilan A., Nissenbaum A., Waisel Y.* Photosynthetic pathways and the ecological distribution of the *Chenopodiaceae* in Israel. — Oecologia, 1981, vol. 48, N 2, p. 244—248. — *Sondergaard M., Wetzel R. G.* Photorespiration and internal recycling of CO_2 in the submersed angiosperm *Scirpus subterminalis.* — Canad. J. Bot., 1980, vol. 58, N 6, p. 591—598. — *Winter K.* C_4-plants of high biomass in arid regions of Asia — occurrence of C_4-photosynthesis in *Chenopodiaceae* and *Polygonaceae* from the Middle East and USSR. — Oecologia, 1981, vol. 48, N 1, p. 100—106. — *Winter K., Troughton J. H.* Photosynthetic pathways in plants of coastal and inland habitats of Israel and the Sinai. — Flora, 1978, Bd 167, N 1, S. 1—34.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 IX 1986.

SUMMARY

The structural and physiological features in some *Chenopodiaceae* succulent C_4 desert plants were studied. The plants differ in their «Krantz» anatomy. They have a well developed water storing tissue. The CO_2 fixation pathway is related to plant anatomy. The chloroplasts of water tissue reassimilate endogenic CO_2 during photosynthesis. The succulent C_4 plants are highly adapted to desert conditions due to their structural and physiological features.

УДК 581.8 : 581 (8+821.1+821) : 582.623.2 : 612.014.41

М. Ф. Данилова, И. М. Кравкина, Р. Е. Кренг, Д. Печак

УЛЬТРАСТРУКТУРА УСТЬИЦ И ПОВЕРХНОСТИ ЛИСТА *POPULUS DELTOIDES* (*SALICACEAE*) ПРИ ВОЗДЕЙСТВИИ SO_2

M. F. DANILOVA, I. M. KRAVKINA, R. E. CRANG, D. PECHAK.
ULTRASTRUCTURE OF STOMATA AND LEAF SURFACE
IN *POPULUS DELTOIDES* (*SALICACEAE*) UNDER SO_2 INFLUENCE

При обработке растений повреждающими дозами SO_2 структура кутикулярного покрова листьев, а также клеточных стенок в поврежденных участках листа заметно не изменяется. Видимые деструктивные изменения в протопластах замыкающих клеток устьиц обнаруживаются только в некротических участках. Обсуждается устойчивость поверхности листа тополя к повреждающему действию SO_2. Предлагается схема передвижения SO_2 в тканях листа тополя.

Электронно-микроскопическое изучение растительных тканей является в настоящее время необходимым звеном в комплексных структурно-функциональных исследованиях, ставящих целью выявление механизмов реакции растений на внешние воздействия, в том числе и на воздействия загрязнителей атмосферного воздуха. С помощью метода электронной микроскопии предпринимаются попытки выяснить пути проникновения газообразных веществ, в частности SO_2, в ткани растения.

На основании ряда исследований сложилось представление, согласно которому двуокись серы проникает в смеси с другими газами через устьица в подустьичную полость, где она встречается с транспирационным потоком, идущим по оболочкам клеток, выстилающим эту полость. В присутствии воды сернистый ангидрид образует сернистую кислоту, которая сразу же ионизируется, и далее ионы, содержащие серу, передвигаются сначала по клеточным оболочкам, а затем входят в соприкосновение с клеточными мембранами, вызывая нарушение специфических реакций метаболизма (Heath, 1980; Jäger, Klein, 1980). В соответствии с этим представлением повреждения начинаются сраау же в глубине тканей листа, а его поверхность может оставаться неповрежденной. Это представление подтверждается данными электронно-микроскопического изучения листьев у ряда растений, подвергавшихся воздействию SO_2 в экспериментальных условиях. Так, H. Smith и D. Davis (1978a, b) отмечают, что первым и наиболее типичным изменением в хвое сосны обыкновенной под влиянием SO_2 является разрушение клеток мезофилла. Изменение структуры клеток эпидермы наблюдалось только после повреждения внутренних тканей. P. Krol с соавторами (1982) показали, что у *Trifolium repens* сильнее всего поражаются палисадная паренхима и адаксиальный слой губчатой паренхимы, меньше повреждаются проводящие пучки и абаксиальная паренхима. Эпидерма вместе с замыкающими клетками устьиц остается почти неизменной. Данные J. Stölzer (1980), полученные на листьях *Betula pendula*, несколько расходятся с данными Krol с соавторами (1982) в описании последовательности поражения внутренних тканей (по ее данным, первые признаки поражения наблюдаются в проводящих пучках), но совпадают в части, касающейся эпидермы, позднее других тканей обнаруживающей признаки повреждения. Устьица в опытах Stölzer (1980) вообще не подвергались некрозу.

Вместе с тем некоторые исследователи наблюдали прямое воздействие газообразной SO_2 на поверхность листа. Так, повреждение воскового покрова после двухчасовой фумигации листьев было обнаружено методом СЭМ одним из авторов данной работы (R. Crang, устное сообщение). Сходные наблюдения были сделаны C. Krause и K. Jensen (1979) и Krause (1980), которые предположили, что повреждающее воздействие газа начинается именно с поверхности. При этом сернистый ангидрид образует капельно-жидкую H_2SO_3, которая разрушает восковой покров и кутикулу и проникает в эпидермальные и устьичные клетки, а затем уже в глубжерасположенные ткани.

В связи с противоречивостью экспериментальных данных и мнений по вопросу о путях проникновения SO_2 в ткани растения возникает необходимость более детального изучения ультраструктуры клеточных оболочек эпидермальных клеток, находившихся под воздействием сернистого газа, что и составляет задачу данной работы.

Материал и методика

Объектами исследования служили саженцы гибридного тополя *Populus deltoides*, выращенные из черенков при фотопериоде 14 ч и при 22 °C в лабораторных климакамерах, приспособленных к дозированию загрязнения воздуха в контролируемых условиях среды и специально спроектированных пластиковых камерах объемом около 3 м^3, установленных в оранжереях. SO_2 применялся в концентрациях 0.5 и 0.75 частей на миллион, продолжительность воздействия 2 сут по 12 ч. Фиксацию материала проводили растворами глутарового альдегида и четырехокиси осмия на фосфатном буфере с последующей заливкой в эпон. Температура фиксации +4 °C. Срезы изготовляли на ультратоме Reichert. Для исследования с помощью сканирующего электронного микроскопа материал высушивали при критической точке с последующим напылением золота. Исследование материала и съемку проводили на электронных микроскопах JEM-7A, JEM-100C, Hitachi-300, Hitachi HHS-2R.

Результаты исследования

Общая морфологическая характеристика листьев фумигированных растений. Признаки повреждения в обоих вариантах опытов (0.5 и 0.75 частей на миллион) отмечались прежде всего на листьях верхних и средних ярусов фумигированных растений. Они выражались в появлении некротических участков и хлоротических пятен, распределяющихся неравномерно на листовой пластинке. В одной и той же серии экспериментов на одном растении встречались как сильно поврежденные листья, с некротическими пятнами, занимающими до 50 % площади листа и более, так и листья, полностью лишенные видимых признаков повреждения. Некротические пятна чередовались со здоровыми на вид участками ткани и распределялись на пластинке листа самым различным образом. По степени выраженности признаков повреждений листья были классифицированы следующим образом: а) листья без видимых признаков хлороза или некроза, не отличающиеся по внешнему виду от контрольных; б) листья со светло-зелеными или желтоватыми хлоротическими пятнами (во многих случаях хлоротическое пятно имело в центральной части точечный участок бурого цвета); в) листья, обладающие отчетливо выраженными признаками некроза (коричневые «пятна»), причем некротические участки или хаотически распределялись по всей поверхности листа или сосредоточивались на ограниченной площади его, в то время как другие части листа оставались равномерно-зелеными и не несли никаких признаков повреждения.

Ультраструктура поверхности листа (данные сканирующей электронной микроскопии). Общий рисунок всей поверхности листа сохраняется неизменным, независимо от наличия на листе признаков повреждения (табл. I, *1—3*). Исключение составляют только места явно выраженного некроза — коричневые «пятна». В этих местах оболочки клеток выглядят несколько смятыми.

Устьица распределяются более или менее равномерно на обеих сторонах листа, отсутствуют они только над жилками и по краям листовой пластинки. Устьица тополя — парацитного типа. Кутикулярный покров над побочными клетками устьиц имеет характерную складчатость с направлением складок перпендикулярно длинной оси устьица. Во всех вариантах опыта, равным образом как и в контроле (табл. I, *4*), структура поверхности устьичного комплекса остается без изменения. При этом полностью сохраняются кутикулярные складочки, рисунок которых составляет, по-видимому, специфическую особенность поверхности листа тополя (табл. I, *1—4*).

Отложения воска не образуют сплошного покрова на поверхности листа, отдельные редкие его глыбки неопределенной формы беспорядочно разбросаны по всей листовой пластинке. Наружные гребни устьичных клеток на наших препаратах были полностью сомкнуты или раздвинуты, образуя различной ширины щели. Как в контроле, так и в опытных образцах на некоторых участках листа встречались открытые и закрытые устьица.

Ультраструктура клеточных оболочек (данные трансмиссионной микроскопии). Наружная стенка эпидермальных клеток покрыта довольно толстым слоем кутикулы (табл. II, *1*, *2*); при этом очертания полисахаридной части клеточной стенки со стороны кутикулы неровные и от выступов клеточной оболочки отходят дендриты — разветвленная система микроканальцев, заполненных полисахаридным материалом. Сеть канальцев становится менее густой в наружной зоне кутикулы.

Структура наружных клеточных стенок у листьев, обработанных SO_2, по существу ничем не отличается от контроля. Даже при наличии у листьев явных повреждений в местах, отмеченных признаками хлороза и некроза, клеточные стенки эпидермальных клеток сохраняют целостность и обладают чертами структуры, присущими контрольным растениям (табл. II, *2*).

Замыкающие клетки устьиц имеют кутикулярный покров на всех свободных стенках, т. е. на клеточных стенках, обращенных к поверхности листа, стенках, ограничивающих устьичную щель, и стенках, обращенных к подустьичной полости (табл. II, *3*). Кутикула, покрывающая наружную стенку и переходящая в кутикулярные гребни, отличается особенно хорошо развитой системой дендритов. При обработке растений SO_2 структура кутикулярного покрова на листьях заметно не изменяется. Кутикула, покрывающая стенки замыкающих клеток со стороны подустьичной полости, непрерывна с кутикулой побочных клеток, выстилающих ту же полость. При этом по направлению к основным клеткам эпидермы толщина кутикулы уменьшается, на границе эпидермы с клетками мезофилла кутикулярный слой прерывается (табл. II, *4*, показано стрелкой) и стенки клеток мезофилла, обращенные к подустьичной полости, лишены кутикулярного покрова. Радиальные клеточные стенки между клетками устьичного комплекса и основными эпидермальными клетками в обработанных образцах не отличаются от контроля.

Ультраструктура протопластов устьичных клеток. Хотя основное внимание в этой работе уделялось структуре клеточных оболочек, все же необходимо охарактеризовать в общих чертах протопласты устьичных клеток и изменение их структуры под влиянием SO_2.

На табл. III, *1* представлен фрагмент замыкающей клетки устьица листа контрольного растения. Обращают на себя внимание крупные амилопласты; цитоплазма в целом довольно богата органеллами. Хорошо развиты гранулярный эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи; от диктиосом отчленяется множество мелких пузырьков. Митохондрии с большим числом крист. Вакуоли сравнительно небольшие.

В структуре замыкающих клеток устьиц зеленой части листа, обработанного повреждающей дозой SO_2 (0.75 частей на миллион), отчетливых признаков повреждения нет (табл. III, *2*). Эти клетки также содержат крупные амилопласты, много митохондрий с развитой системой крист; аппарат Гольджи и эндоплазматический ретикулум не отличаются по своему развитию от контроля. Только два неясно выраженных признака структуры цитоплазмы могут быть в какой-то степени отнесены к первичным симптомам повреждения: легкий плазмолиз и большое число миелиноподобных клубков мембран в вакуолях.

У замыкающих клеток устьиц сильно поврежденного листа в некротических участках видны деструктивные изменения (табл. III, *3*, *4*); при этом удалось проследить две последовательные стадии дегенерации этих клеток. На первой стадии клетка еще сохраняет интактными плазмалемму и тонопласт, а также ядерную оболочку (табл. III, *3*). В митохондриях кристы становятся более узкими и длинными. В пластидах появляются широкие светлые пространства вокруг крахмальных гранул. Может быть поставлена под сомнение целостность оболочки амилопластов. На второй стадии (табл. III, *4*) демонстрируются еще более глубокие деструктивные изменения протопластов замыкающих клеток: амилопласты разрушены, отдельные крахмальные зерна обнаруживаются прямо в цитоплазме. Полость клетки заполнена множеством крупных и мелких пузырьков.

Итак, деструктивные изменения в протопластах замыкающих клеток при электронно-микроскопическом исследовании обнаруживаются только в тех участках листа, которые имеют внешние признаки некроза. В остальных участках замыкающие клетки устьиц сохраняют структуру, сходную с контролем. Деструктивные изменения в клетках, соседних с устьичными, несколько опережают соответствующие изменения в замыкающих клетках.

Обсуждение результатов

Характер повреждающего действия SO_2 на листья тополя, наблюдаемый в наших экспериментах, в общих чертах совпадает с неоднократно приводимым в литературе комплексом симптомов повреждения листьев того же или других объектов атмосферными загрязнителями. Прежде всего это неоднородность реакции листьев на SO_2, выражающаяся в неодинаковой степени поражения тканей различных листьев. Подобный характер повреждений, вызванных SO_2 и другими загрязняющими газами, описан для сосны обыкновенной в работах Smith и Davis (1978). Примерно такие же по степени повреждения группы листьев тополя выделили в опытах с озоном R. Noble с соавторами (1980). По-видимому, неоднородность реакции различных листьев растения и различных участков одного и того же листа на воздушные загрязнители представляет собой общую закономерность, полностью объяснить которую пока не удается. Некоторые авторы считают, что различие в реакции листьев одного и того же растения связано с их возрастом. Однако данные о влиянии возрастного состояния листа на его устойчивость к загрязнителям довольно противоречивы. Так, в опытах Krol с соавторами (1982) у двух объектов обнаружена различная реакция молодых и старых листьев на загрязняющие газы (NO_2, O_3 и SO_2). У клевера после обработки газами повреждались сначала старые листья, а затем молодые, а у подорожника прежде всего поражались молодые листья. В наших опытах не было обнаружено строгой зависимости реакции листьев тополя на SO_2 от возраста, хотя молодые листья повреждались несколько больше. По-видимому, проблема нуждается в дальнейшей разработке. В стадии предварительной разработки находится также вопрос о различной реакции отдельных участков листа, а также разных по своей специализации и расположению тканей, составляющих лист. Не вызывает сомнения, что это зависит и от концентрации SO_2, наблюдающейся в тех или иных тканях, и от устойчивости последних к повреждающему агенту. В общем виде постулировано (Jäger, Klein, 1980), что скорость поглощения SO_2 тканями листа представляет собой функцию градиента концентрации, направленного от поверхности внутрь листа, и сопротивления потоку SO_2, которое складывается из аэродинамического, кутикулярного, устьичного и внутреннего сопротивлений. Как показали прямые определения (Black, Unsworth, 1979), концентрация SO_2 в среде и сопротивление устьиц являются определяющими факторами при поступлении SO_2 в растение. Во многих других экспериментах показаны уменьшение устьичного сопротивления под влиянием SO_2 и изменение реакции открывания—закрывания устьиц при различных концентрациях загрязнителя и различной продолжительности его действия (Mansfield, 1973; Biscoe et al., 1973; Noland, Kozlowski, 1979; Brenninger, Tranquillini, 1983, и др.). В связи с этим устьица рассматриваются как основной путь поступления SO_2 в растение. Неравномерное распределение устьиц может быть ответственным за неравномерное поступление SO_2 в ткани и соответственно этому может являться одной из причин неоднородности ответных реакций отдельных участков листа на повреждающий фактор. Однако это предположение не подтверждается экспериментальными данными (Stölzer, 1980), а также и тем, что распределение некротических участков не соответствует распределению устьиц. Альтернативное предположение сводится к неоднородной реакции отдельных устьиц на действие газа. В пользу этого свидетельствуют наблюдаемые нами различия в степени зияния устьичных отверстий на одном и том же листе или даже на одном небольшом участке листа тополя в экспериментах с SO_2. Морфологическая неоднородность устьиц одного и того же листа — факт, хорошо известный. Известно также, что при

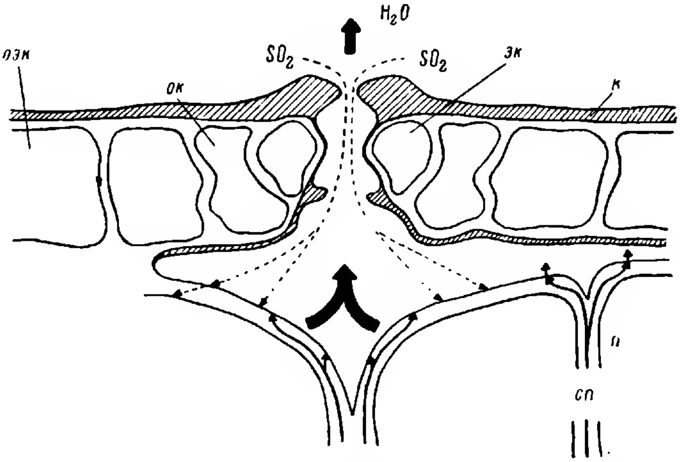


Схема передвижения SO_2 в тканях листа *Populus deltoides*.

оэк — основная эпидермальная клетка, *ок* — околоустьичная клетка, *зк* — замыкающая клетка, *к* — кутикула, *п* — палисада, *сп* — свободное пространство.

развитии растений в неблагоприятных условиях, в частности в условиях загрязнения воздушной среды, процент отклоняющихся форм устьиц увеличивается (Mohd et al., 1979). У некоторых видов имеется различие по длине устьиц на абаксиальной и адаксиальной сторонах листа (Ayazloo et al., 1982). К сожалению, гораздо труднее найти данные об индивидуальном различии физиологических реакций устьиц на внешние воздействия. В нашей работе с помощью СЭМ было показано, что устьица как в контроле, так и в опыте имели разную степень открытости. Это может обусловливать неравномерное поступление газа через отдельные устьица, что, однако, еще не определяет приуроченность очаговых повреждений именно к устьицам, которые пропускают наибольшие потоки SO_2. Поступление газа через устьица в подустьичные полости не означает его поглощения клетками. Было замечено, например, что строгая корреляция между уровнем накопления серы в листьях гороха и кукурузы различалась значительно сильнее, чем сопротивление листьев этих растений диффузии. Поглощение определяется внутренними факторами, способствующими вовлечению серы в метаболизм (Weigel, Jäger, 1981). Анализ полученных результатов и литературных данных позволяет предложить схему передвижения SO_2 в тканях листа тополя (см. рисунок). В соответствии с этой схемой SO_2 вместе с потоком других газов поступает через устьичную щель в подустьичную полость, проникает диффузным путем через стенки клеток мезофилла и входит в контакт с их мембранами. Вполне вероятно, что к клеточным мембранам SO_2 поступает в ионной форме, так как в подустьичной полости, а также на уровне стенок клеток мезофилла газ встречается с водным транспирационным током, что неизбежно ведет к образованию диссоциирующей сернистой кислоты.

Более быстрая реакция клеток мезофилла по сравнению с устьичными клетками на проникновение газа позволяет считать, что SO_2 поступает сначала через устьичную щель в подустьичную полость и затем поглощается клетками, выстилающими эту полость. Степень повреждения и быстрота ответной реакции разных клеток на проникновение SO_2 зависят от особенностей структуры клеточных оболочек и от устойчивости протопластов к SO_2. Замыкающие клетки со стороны подустьичной полости обладают довольно развитой кутикулой, толщина которой уменьшается по направлению к основным клеткам эпидермы. На границе эпидермы и мезофилла кутикула прерывается и клетки мезофилла не покрыты кутикулой. Это определяет, по-видимому, большую проницаемость клеток мезофилла для газа, заполняющего подустьичную полость.

Отсутствие повреждений клеточных оболочек свидетельствует, по-видимому, об их устойчивости к действию SO_2. Возможно также, что наружные клеточные стенки эпидермальных клеток, покрытые кутикулой, пропускают лишь ограниченное количество SO_2, основной поток которого идет через устьичные щели внутрь листа. В эпидермальные клетки газ может проникать через клетки мезофилла, а не непосредственно из атмосферы через наружные стенки.

ЛИТЕРАТУРА

Ayazloo M., *Garsed S. G.*, *Bell J. N. B.* Studies on the tolerance to sulphur dioxide of grass populations in polluted areas. 2. Morphological and physiological investigations. — New Phytol., 1982, vol. 90, N 1, p. 109—126. — *Biscoe P. V.*, *Unsworth M. H.*, *Pinckney H. R.* The effects of sulphur dioxide on stomatal behaviour in *Vicia faba*. — New Phytol., 1973, vol. 72, N 6, p. 1299—1306. — *Black V. J.*, *Unsworth M. H.* Effects of low concentrations of sulphur dioxide on net photosynthesis and dark respiration of *Vicia faba*. — J. Exp. Bot., 1979, vol. 30, N 116, p. 473—483. — *Brenninger C.*, *Tranquillini W.* Photosynthese, Transpiration und Spaltöffnungsverhalten verschiedener Holzarten nach Begasung mit SO_2. — Eur. J. Forest Pathol., 1983, vol. 13, N 4, p. 228—238. — *Heath R. L.* Initial events in injury to plants by air pollutants. — An. Rev. Plant Physiol., 1980, vol. 31, p. 395—431. — *Jäger H.-J.*, *Klein H.* Biochemical and physiological effects of SO_2 on plants. — Angew. Bot., 1980, vol. 54, N 5—6, p. 337—348. — *Krause C. R.* Scanning electron microscopic detection of injury to hybrid poplar leaves induced by ambient air pollution. — Scan. Electron Microsc., 1980, vol. 3, pt 3, p. 591—594. — *Krause C. R.*, *Jensen K. F.* Surface changes of hybrid poplar leaves exposed to ozone and sulfur dioxide. — Scan. Electron Microsc., 1979, vol. 3, pt 3, p. 77—80. — *Krol P. J.*, *Steubing L.*, *Wolting H. G.*, *Posthumus A. C.* Histologische Untersuchungen an *Trifolium repens* L. und *Plantago major* L. nach Begasung mit einem Immissionsgemisch aus NO_2, O_3 und SO_2. — Angew. Bot., 1982, vol. 56, N 5—6, p. 295—306. — *Mansfield T. A.* The role of stomata in determining the responses of plant to air pollutants. — Comment. Plant Sci., 1973, vol. 2, N 1, p. 11—20. — *Mohd L. Y.*, *Ahmad K. J.*, *Gale R.* Air pollutants and epidermal traits in *Ricinus communis* L. — Environ. Pollut., 1979, vol. 20, N 3, p. 189—198. — *Noble R.*, *Pechak D.*, *Jensen K.* Ozone effects on the ultrastructure of the chloroplasts from hybrid poplar leaves. — Micron, 1980, vol. 11, N 1, p. 13—14. — *Noland T. L.*, *Kozlowski T. T.* Effect of SO_2 on stomatal aperture and sulfur uptake of woody angiosperm seedlings. — Can. J. Forest. Res., 1979, vol. 9, N 1, p. 57—62. — *Smith H. J.*, *Davis D. D.* Susceptibility of conifer cotyledons and primary needles to acute doses of SO_2. — Hort Sci., 1978a, vol. 13, N 6, p. 703—704. — *Smith H. J.*, *Davis D. D.* Histological changes induced in Scotch pine needles by sulfur dioxide. — Phytopathology, 1978b, vol. 68, N 12, p. 1711—1716. — *Stölzer J.* Zur Anatomie gesunder und durch gasförmige Immissionen geschädigter Blätter von *Betula pendula* Roth. — Wis. Z. Martin Lüther Univ. Halle-Wittenherg. Math.-naturwiss. R., 1980, Bd 29, N 5, S. 95—100. — *Weigel H. L.*, *Jäger H. J.* Physiologische Aspekte der unterschiedlichen SO_2 Resistenz von Pflanzen. — Mit., Forstl. Bundesversuchsanst. Wien, 1981, N 137/1, S. 127—137.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Иллинойсский университет,
США.

Получено 16 VII 1986.

SUMMARY

The leaf cuticle and cell walls were not visibly changed after the treatment of plants with the damaging concentrations of SO_2. Visible destructive changes in protoplasts of stomatal guard cells were observed only in necrotic areas of treated leaves. The stability of poplar leaf surface with respect to SO_2 is discussed. The diagram of SO_2 pathway in poplar leaf tissues is suggested.

УДК 561 : 551.782.13

А. Г. Штефырца

ДОПОЛНЕНИЕ К РАННЕСАРМАТСКОЙ ФЛОРЕ БУРСУКА (МОЛДАВИЯ)

A. G. STEPHYRTZA. SUPPLEMENT TO THE EARLY SARMATIAN FLORA OF BURSUK (MOLDAVIA)

Подробно описаны и изображены *Eucommia palaeoulmoides*, *Salix acutissima*, *Gleditsia allemanica*, *Acer* sp. cf. *A. saccharum*, *Typha latissima*, *Frangula rhamnoides* (для последнего вида восстановлено правильное название).

Флора Бурсука богата разнообразными формами. Автором в течение 7 лет собраны обширные коллекции, содержащие более 2000 отпечатков листьев с частично сохранившейся эпидермой. Из них примерно половина изучена монографически, что позволило охарактеризовать 60 видов; 54 вида опубликованы ранее (Штефырца, 1968; Ильинская, Штефырца, 1971; Штефырца, 1971, 1972, 1973 а, б, 1974 а—г, 1978 а, б, 1980, 1982 а—в, 1985, 1986), а описание 6 видов дается в настоящей статье (*Eucommia palaeoulmoides* Baik., *Salix acutissima* Goepp., *Gleditsia allemanica* Heer, *Acer* sp. cf. *A. saccharum* Marsh., *Frangula rhamnoides* (Rossm.) Stephyrtza comb. nov., *Typha latissima* A. Br.).

Эти виды обогащают состав флоры Бурсука, в которой насчитывалось 29 семейств, еще двумя (*Eucommiaceae*, *Typhaceae*) и прибавляют 5 родов к 41, ранее установленному. Из них роды *Eucommia* и *Frangula* редко встречаются в ископаемом состоянии, так же как и ранее описанные для флоры Бурсука *Cocculus*, *Berberis*, *Mahonia*, *Epimedium*, *Clematis*, *Morus*, *Pyracantha*, *Rosa*, *Pistacia*, *Marsdenia*, *Dioscorea*, *Chamaerops*.

Из современных видов, близких к ископаемым, 2 вида распространены в Северной Америке (*Salix lucuda* Muehl., *Acer saccharum* Marsh.), 1 — в Китае (*Eucommia ulmoides* Oliv.), 1 — в Восточном Закавказье (*Gleditsia caspica* Desf.) и 2 европейских вида встречаются и во флоре Молдавии (*Frangula alnus* Mill., *Typha latifolia* L.).

Флора Бурсука выделяется среди одновозрастных сарматских флор европейской части СССР обилием в ее составе видов ксерофильных кустарниковых формаций и гариги в сочетании с элементами мезофильных лесов, к которым относятся 5 из описываемых видов. Ранее для последней формации во флоре Бурсука были установлены *Pinus taediformis* (Ung.) Heer, *Sequoia langsdorfii* (Brongn. ex Endl.) Heer, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, *Thuja* cf. *occidentalis* L., *Mahonia kryshtofovichii* Stephyrtza, *Clematis iljinskiae* Stephyrtza, *Liquidambar europaea* A. Br., *Parrotia pristina* (Ettingsh.) Stur, *Buxus protojaponica* Tanai et Onoe, *Ulmus carpinoides* Goepp. (*U. miopumila* Hu et Chaney), *U. quadrans* Goepp. (*U. braunii* Heer), *Zelkova zelkovifolia* (Ung.) Bůžek et Kotlaba, *Celtis begonioides* Goepp., *Morus danastrensis* Stephyrtza, *Quercus pseudorobur* Kov., *Carpinus grandis* Ung., *Ostrya kryshtofovichii* Baik. ex Stephyrtza, *Rosa iljinskiae* Stephyrtza, *R. petraschkevitschii* Iljinskaja, *Sorbus danastrensis* Stephyrtza, *Cercis kryshtofovichii* Usn., *Acer angustilobum* Heer, *A. subcampestre* Goepp., *Acer* sp. cf. *A. saccharinum* L., *Acer* sp., *Cornus europaea* Stephyrtza, *Swida graeffii* (Heer) Stephyrtza, *Hedera* sp. cf. *H. chrysocarpa* Walsh., *Berchemia multinervis* (A. Br.) Heer, *Vitis moldavica* Stephyrtza, *Vitis* sp. cf. *V. candicans* Engelm. et Gray, *Ampelopsis* sp. cf. *A. aconitifolia* Bunge var. *palmiloba* (Carr.) Rehd.

Шестой из описываемых видов — *Typha latissima* — вместе с ранее опубликованным *Phragmites* характеризуют водно-болотную травяную формацию.

Ниже приводим описание ископаемых видов.

Eucommiaceae

Eucommia palaeoulmoides Baik.

(рис. 1, *1—6*; табл. I, *7—9*)

1965. Криштофович и Байковская, Сарматская флора Крынки, с. 75, табл. 19, фиг. 6, designat. typi omissa.

1974. *Eucommia palaeoulmoides* Baik., Жилин, *Eucommiaceae*. Виды, установленные по листьям и отпечаткам плодов. В кн.: Иск. цветк. растения СССР, т. 1, с. 153—154, табл. 78, фиг. 1—6.

1978а. Штефырца, Нов. дан. к раннесарматской флоре Бурсука, с. 367.

1978а. *Sambucus* palaeoracemosa auct. non Baik., Штефырца, l. c., с. 367.

Голотип: Отпечаток листа из среднего миоцена Крынки, описанный и изображенный Т. Н. Байковской (Криштофович и Байковская, 1965, с. 75, табл. 19, фиг. 6).

Исследованные экземпляры: Кол. 1, 622—629, 631—633, 635—638; кол. 3, 180—182.

Из 18 листьев эвкоммии — 5 почти целые (отп. 622, 631, 632, 180, 182), семь (отп. 623, 624, 625, 633, 635, 637) — относительно крупные листья без кончика верхушки, основания или одной из сторон пластинки и 6 представляют собой фрагменты. Листья яйцевидные, иногда узкояйцевидные, от 3 до 8 см дл. и от 2 до 4 см шир.; наибольшая ширина ниже середины. Основание округлое, реже клиновидное. Верхушка постепенно вытянутая (рис. 1, *1*) или короткозаостренная (рис. 1, *3*). Край зубчатый, за исключением кончика верхушки листа; зубцы простые, иногда с дополнительным зубчиком или сдвоенные, чаще почти равные, иногда более крупные чередуются с мелкими. У маленьких листьев зубцы простые, мелкие, слегка загнуты вперед, а у более крупных — короткозаостренные с выпуклой наружной стороной, все направлены вверх. Главная жилка резко выраженная, прямая или слегка изогнутая, в нижней части утолщенная, по мере приближения к верхушке утончается постепенно. Вторичные жилки в числе 5—7 пар, очередные, нередко в нижней части супротивные; они ответвляются от главной под углом 40—60°, затем круто подымаются вверх и заканчиваются длинной серией угловатых петель, проходящих между следующей вторичной жилкой и краем листа; от петель отходят ответвления в бухты. Третичные жилки вместе с жилками более мелкого порядка образуют угловатые крупные ячейки. При сборе листьев на обнажении хорошо видны были нити гуттаперчи.

Находка листьев эвкоммии в Бурсуке — вторая на юге европейской части СССР, притом самая обильная в СССР. По отпечаткам плодов этот вид был установлен в Молдавии во флоре Наславчи (Якубовская, 1955).

Описываемый вид близок к современному *E. ulmoides* Oliv., произрастающему в Китае. При сравнении листьев из Бурсука с листьями современного вида выявлено удивительное сходство по всем признакам, кроме зубчатости края; у современного вида зубцы обычно крупнее и большей частью одинаковой величины.

Во флоре Бурсука по остаткам плодов А. Г. Негру описал вид *E. kryshtofovichii* Negru. Поскольку листья и плоды найдены не в органической связи, согласно номенклатурным правилам, они отнесены к разным видам.

Salicaceae

Salix acutissima Goepp.

(табл. I, *1—3*)

1855. *Salix acutissima* Goeppert, Tert. Fl. Schossnitz, p. 26, t. 18, fig. 11—14.

1856. Heer, Fl. tert. Helv., 2, p. 29, t. 66, fig. 14.

1923. Laurent et Marty, Fl. foliare pliocene des argiles de Reuver, p. 16.

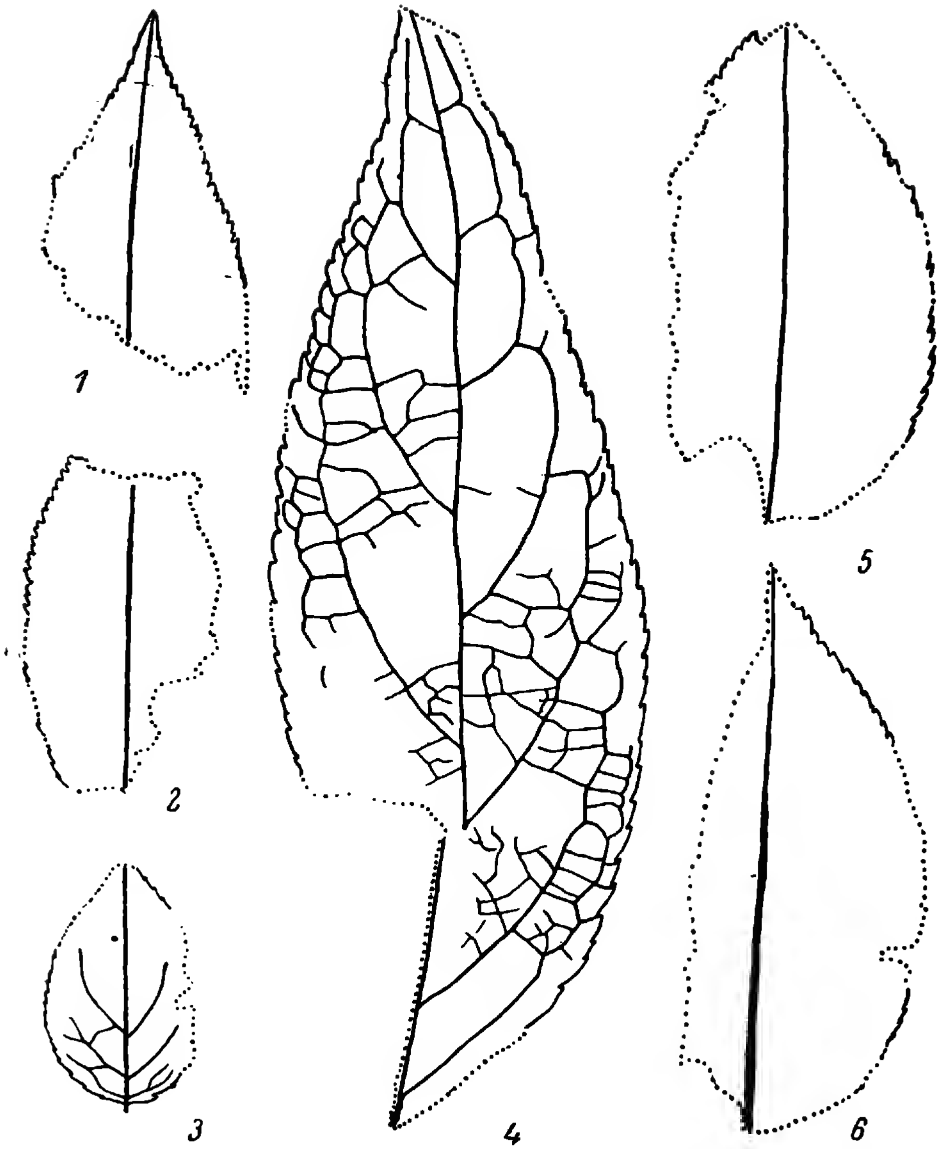


Рис. 1. *Eucommia palaeoulmoides*.

1 — отп. 629, нат. вел.; *2* — отп. 633, нат. вел.; *3* — отп. 622, нат. вел.; *4* — отп. 632, ×2; *5* — отп. 623, нат. вел.; *6* — отп. 624, нат. вел.

1958. Grangeon, Contribution à l'ètude de la paléontologie végétale du massif du Coiron, p. 107, Planche-texte 14, fig. 1, 2.
1978a. Штефырца, Нов. дан. к раннесарматской флоре Бурсука, с. 367.

Тип: Отпечатки листьев из сармата Сосницы, описанные и изображенные H. R. Goeppert (1855, t. 18, fig. 11—14).

Исследованные экземпляры: 575, 576.

Вид представлен в коллекции двумя неполными остатками листьев. Длина сохранившейся части листа на отп. 575 — 5.1 см, ширина — 1.3 см (отсутствуют кончик верхушки и нижняя часть листа), а на отп. 576 лист имеет 7.3 см дл. и 1.9 см шир. (без основания и верхушки). По форме листья ланцетные или широколанцетные; наибольшая ширина их в нижней половине или в нижней трети листа. Верхушка длиннозаостренная. Край мелкопильчатый, зубчики очень мелкие, почти редуцированы до железок, по 10—14 на 1 см края. Главная жилка мощная, утончается по мере приближения к верхушке. Вторичные жилки более тонкие, очередные, частые (на 1 см около трех жилок); сохранились в числе 10—13, отходят от главной под углом 55—65° через равные интервалы, дугообразно изогнутые, у края истончаются и образуют волнистые анастомозы, прижатые к краю листа, от которых отходят очень короткие ответвления к железкам (табл. I, *3*). В интервалах между вторичными развиты короткие промежуточные жилки. Третичные жилки тонкие, частые, перпендикулярные главной. Жилки 4-го порядка редкие, почти перпендикулярные третичным, иногда соединяются в середине интервала, образуя крупные ячейки, в которых видны слабоветвящиеся альвеолы.

Описываемые листья по общей форме, форме верхушки, характеру жилкования и края очень близки к тиновым. Goeppert сравнивал ископаемый с современным *S. grysea* Wall. (*S. wallichiana* Andersson), позднее Grangeon (1958) указывал на близкое родство с *S. fragilis* L. и *S. triandra* L. *S. wallichina* в Гербарии не оказалось. Описание же листьев современного вида (Lee, 1936) содержит признаки, существенно отличающие его от ископаемого: продолговато-эллиптическая форма листа, короткозаостренная верхушка и городчато-зубчатый край. Листья *S. fragilis* и *S. triandra* отличаются грубыми зубчиками, вторичными жилками менее дуговидными, идущими от края, и более редкими третичными жилками.

Наиболее близкое сходство ископаемый вид обнаруживает с листьями двух североамериканских видов: с *S. lucida* Muchl. (Sargent, 1922, p. 149, fig. 143; Hough, 1924, p. 81, fig. 93) — по общей форме, форме верхушки, характеру зубчатости и типу жилкования, а с *S. bonplandiana* var. *toumeyi* Schn. (Sargent, 1922, p. 146, fig. 139) — по общей форме, форме верхушки и края. Из-за отсутствия этих видов в Гербарии БИНа более детальное сравнение невозможно.

Современная *S. lucida* произрастает по берегам рек, болотам от Ньюфаундленда до Гудзонова залива, на северо-западе — до южной Пенсильвании, на северо-востоке — до Северной Дакоты и Небраски. *S. bonplandiana* var. *toumevi* произрастает по берегам рек, ручьев, в каньонах гор Центральной и Южной Аризоны, в юго-западных штатах Мексики, в Калифорнии.

Описанный нами вид впервые установлен для территории СССР. В ископаемом состоянии в пределах Молдавии по остаткам листьев до сих пор был описан *Salix varians* из средне- или верхнесарматских отложений с. Гангур (Криштофович, 1915), среднего сармата Гидигича (Якубовская, 1955) и понта Московея (Штефырца, 1978б).

Caesalpiniaceae

Gleditsia allemanica Heer

(рис. 2, *1—4*; табл. II, *5—11*)

1859. *Gleditsia allemanica* Heer, Fl. tert. Helv., 3, p. 108, t. 133, fig. 43—52.
1885. Engelhardt, Tertiärfl. b. Kundratitz, p. 376, t. 27, fig. 30.
1955. *G. celtica* auct. non Ung., Якубовская, Сарматская флора Молдавской ССР, с. 67, табл. 6, фиг. 1.
1959. *G. allemanica* Heer, Ильинская, Верхнемиоценовая флора горы Повитруле в Закарпатье, с. 613, табл. 4, фиг. 8.
1960. Корнилова, Нижнемиоценовая флора Кушука, с. 61, табл. 10, фиг. 4—8.
1964. Колаковский, Плиоценовая флора Кодора, с. 115.
1964. Кутузкина, Сарматская флора Армавира, с. 211, табл. 12, фиг. 8.
1971. Иосифова и др., О возрасте «гуровских глин» Волго-Хоперского междуречья по фауне и флоре, с. 1415.
1977. Кутузкина, Тахтаджян, Некоторые представители сем. *Leguminosae* в сармате Мангюса, с. 957—958, табл. 3, фиг. 1—15.
1978. Штефырца, Нов. дан. к раннесарматской флоре Бурсука, с. 367.

Тип: Отпечатки листочков из нижнего сармата Энингена, описанные O. Heer (1859, t. 133, fig. 43—52).

Исследованные экземпляры: Кол. 1, 708—715, 733—739, 741, 742, 745—750, 754, 756, 830, 835, 1219, 1299, 1300, 1386.

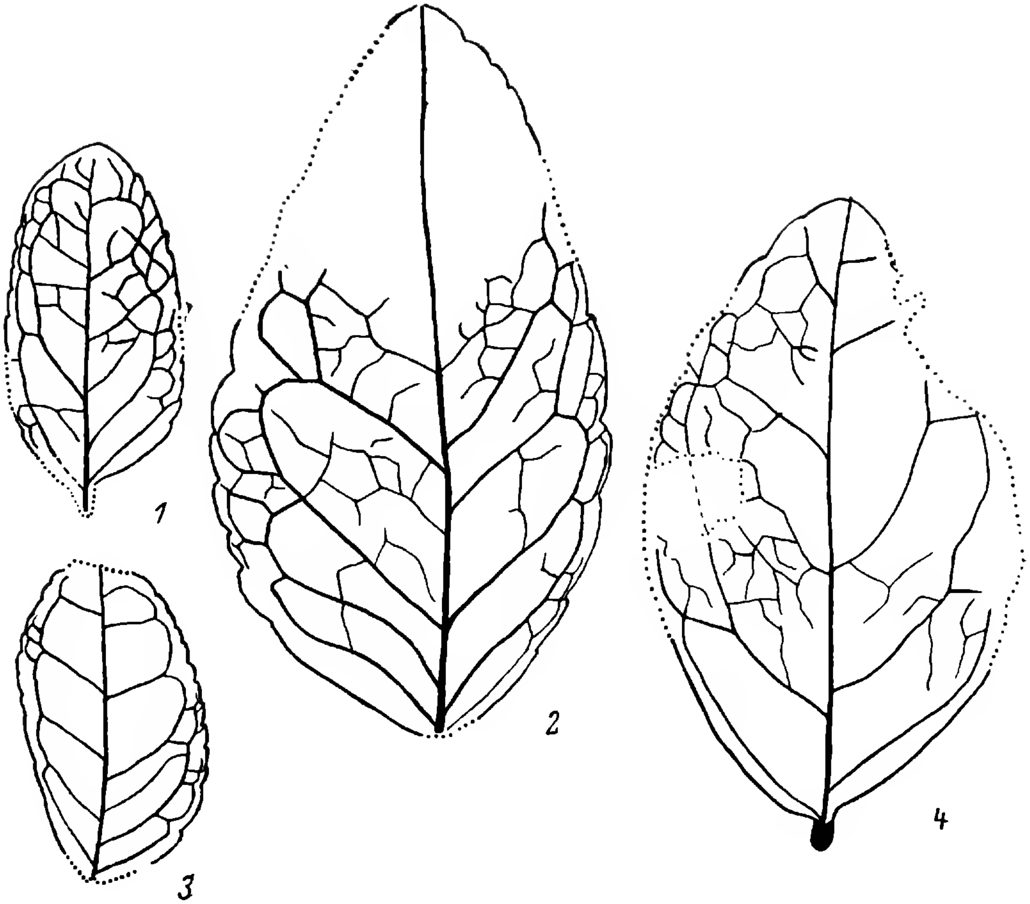


Рис. 2. *Gleditsia allemanica.*

1 — отп. 835, ×5; *2* — отп. 733, ×5; *3* — отп. 708, ×2; *4* — отп. 739, ×5.

В коллекции рассматриваемый вид представлен 31 листочком довольно хорошей сохранности, очень разнообразным как по величине, так и по форме. Листочки эллиптические, яйцевидные, обратнояйцевидные, от 1 до 3.5 см дл. (табл. II, *7*), ширина их от 0.5 до 1.3 см; наибольшая ширина чаще около середины, реже ниже или выше. Основание округлое, клиновидное, симметричное или неравнобокое. Верхушка закругленная, притупленная, иногда с насаженным коротким острием, сохранилась на отп. 747, 830. Край городчато-зубчатый или почти цельный. На 12 листочках сохранился короткий толстый черешочек 1—2 мм дл. Главная жилка довольно толстая, прямая или к верхушке слегка изогнутая и более тонкая. Вторичные жилки у мелких листочков в числе 5—7 пар, у крупных — 8—10, очередные, отходят от главной под углом 30—55°, вблизи края соединяются между собой дугами, от которых идут ответвления к краю, иногда вторичные жилки ветвятся (рис. 2, *4*). Расстояние между вторичными жилками неодинаковое и часто имеются промежуточные. Третичные жилки чуть тоньше вторичных, почти перпендикулярны им, образуют крупные сегменты, внутри которых ветвятся тонкие жилки следующего порядка. Крупные листочки, вероятно, располагались в средней части листа, а мелкие — в его основании и на верхушке.

Среди ископаемых находок этого вида наиболее близкими к исследованным оказались типовые. Следует отметить, что листочки из понта Кодора значительно крупнее исследованных и остальных сарматских находок. По обилию остатков гледичии флора Бурсука выделяется среди ранее известных.

По величине, форме и характерному жилкованию ископаемый вид почти полностью соответствует современному гирканскому *G. caspica* Desf., распро-

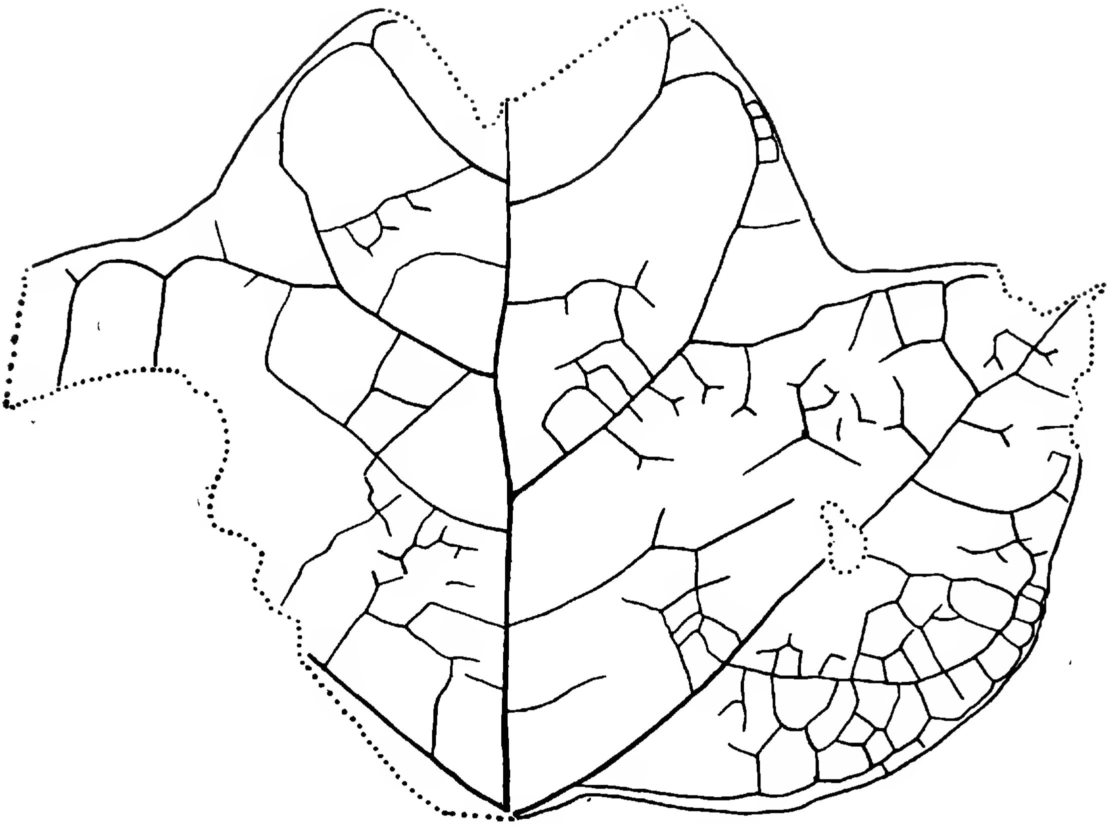


Рис. 3. *Acer* sp. cf. *A. saccharum* (отп. 1225, ×2).

страненному в юго-восточной части Закавказья, где растет группами или единичными экземплярами на низменности и в предгорьях (Соколов, Шипчинский, 1958).

Aceraceae

Acer sp. cf. *A. saccharum* Marsh.

(рис. 3; табл. II, *1*, *2*)

Исследованные экземпляры: Кол. 1, 1225.

В коллекции сохранился отпечаток 3-лопастного листа без нижней части левой лопасти, с поврежденными верхушками боковых и верхней лопастей. Длина листа 5.5, ширина около 8 см (сохранилось 7.5 см). Основание широковыемчатое, левая выемка менее глубокая. Верхушка листа не сохранилась. Верхушки нижних лопастей лежат выше середины листа и развернуты на 7.5 см. Главная жилка около 0.3 см толщ., в основании прямая, ниже середины пластинки изгибается сначала влево, затем вправо и утончается к верхушке. От основания листа, кроме главной, отходят под углом 50 и 60° слегка дуговидно изогнутые жилки, идущие в боковые лопасти, их основания обнажены. От правой жилки отходят к краю листа 4 ответвления, заканчивающиеся петлевидными анастомозами. Вторичные жилки в числе 3—4 пар (сохранились две), очередные, слегка дугообразные, петлевидно соединяются друг с другом. Первая пара вторичных жилок отходит от основания листа на разной высоте (левая — 3, правая — 2.2 см) и под разными углами (соответственно 60 и 52°), они дихотомируют (левая на 1.3, правая на 1.6 см от главной) и петлевидно соединяются с жилками второй пары. Угол отхождения второй пары жилок 60—65°; их окончания не прослеживаются. Между жилками, идущими в боковые лопасти, и жилками первой пары вторичных развиты длинные вставочные жилки. Третичные жилки редкие, почти перпендикулярны вторичным, некоторые проходят через весь интервал, а большая их часть образует крупные четырехугольные ячейки, в которых видны жилки 4-го порядка, образующие более мелкие многоугольники, а внутри последних хорошо заметны ветвящиеся альвеолы (табл. II, *2*).

В ископаемом состоянии близких видов не обнаружено. Имеющийся материал недостаточно полон для описания нового вида. Возможно, к этому же виду относится лист из Бурсука, описанный как *Acer* sp.

Из современных видов кленов наиболее близки к отпечатку из Бурсука листья *Acer saccharum* Marsh. (табл. II, *3*, *4*). Отпечатки из Бурсука сходны с последними по общей форме листа, форме лопастей, количеству вторичных жилок, но отличаются более обнаженными жилками, идущими в боковые лопасти, и менее открытым углом их отхождения.

Современный *A. saccharum* произрастает в Северной Америке от Ньюфаундленда и Онтарио до северной границы Луизианы и южных предгорий Аппалачских гор, в северной Алабаме и северной Джорджии.

Rhamnaceae

Frangula rhamnoides (Rossm.) Stephyrtza comb. nov.

(рис. 4; табл. I, *4*, *5*)

1840. *Phyllites rhamnoides* Rossmäsler, Versteinerungen von Altsatell in Böhmen, p. 35, t. 8, fig. 30, 31.
1850. *Rhamnus Rossmäessleri* Ung., Gen. et spec. plant. foss., p. 464.
1859. Heer, Fl. tert. Helv., 3, p. 80, t. 124, fig. 18—20.
1869. Heer, Mioc. balt. Flora, p. 46, t. 10, fig. 18—20.
1957. Givulescu, Fl. plioc. de la Cornitel, p. 78, pl. 12, fig. 8, 9; pl. 13, fig. 1, 2.
1964. *Frangula rossmaessleri* (Ung.) Budants. et Sveshn., Третичные флоры Калининградского п-ова, с. 106.

Лектотип: Отпечаток листа из верхнего эоцена? — нижнего олигоцена Старе Седло в Чехословакии, описанный и изображенный E. A. Rossmaessler (1840, l. c. fig. 30).

Исследованные экземпляры: Кол. 1, отп. 653.

Лист эллиптический около 7 см дл., сохранилось 6 см дл. и 3 см шир.; наибольшая ширина около середины листа (рис. 4). Основание округло-клиновидное, слегка неравнобокое. Верхушка суживается симметрично основанию, кончик не сохранился. Сохранилась часть черешка 0.2 см дл. Главная жилка слегка изогнутая, постепенно утончающаяся к верхушке. Вторичные жилки не больше семи пар, сохранились в числе 5 на левой и 6 на правой половинках листа; в нижней части почти супротивные, в верхней очередные, отходят от главной под углом 40—55°, прямые, примерно в 2 раза тоньше главной, у края заметно утончаются и дуговидно загибаются, заканчиваясь рядом мелких петель. Верхние пары жилок дуговидные. Вдоль края основания идут тонкие жилки, которые также петлевидно соединяются с первой парой вторичных. Третичные жилки довольно тонкие, частые, по 6—8 на 1 см края, изогнутые, отходят от вторичных почти под прямым углом и

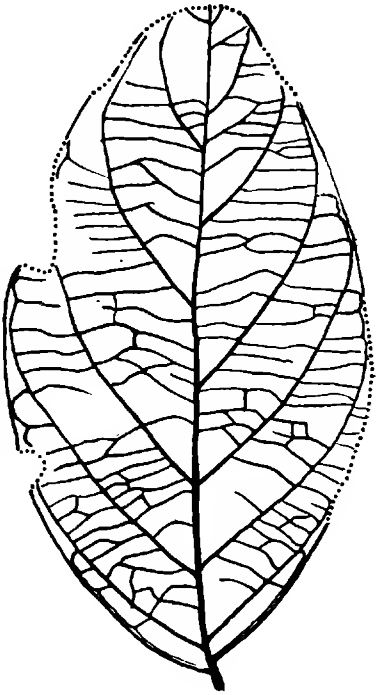


Рис. 4. *Frangula rhamnoides* (отп. 653, ×1.5).

соединяют между собой вторичные. От третичных жилок почти перпендикулярно отходят тонкие короткие жилки, которые, соединяясь между собой, образуют крупные сегменты, заполненные мелкой ячеистой сеточкой из жилок 5-го порядка (табл. I, *5*).

Описываемый нами лист по общей форме и типу жилкования обнаруживает наиболее близкое сходство с лектотипом, а также с листьями, описанными из аквитана и бурдигала Швейцарии (Heer, 1869, fig. 18, 20). *Frangula rhamnoides* является второй находкой в СССР.

Unger (1850, l. c.) ввел для этого вида излишний видовой эпитет, который был использован последующими авторами.

Наиболее близкое местонахождение этого вида — в Румынии, где он описан R. Givulescu (1957) из плиоценовых отложений Корницел. Rossmaessler указал на близкое сходство ископаемого с современным *Frangula alnus* Mill. (*Rhamnus frangula* L.). При сравнении исследованного нами листа с современными листьями *F. alnus* (табл. I, *6*) мы также отмечаем близкое сходство, однако надо заметить, что на гербарных экземплярах встречаются листья с еще более редкими вторичными жилками в верхней половине листа; обычно в этом случае между ними развиты короткие вставочные жилки.

Современный *F. alnus* произрастает на территории европейской части СССР, кроме крайнего севера, на Кавказе, в Сибири, Казахстане, в Западной Европе, северной части Малой Азии, Китае (Джунгарии), где растет в подлеске и на опушках лиственных и хвойных лесов, в долинах и по берегам рек и озер, по днищам и склонам оврагов, балок, достигая в горах 1700 м абс. выс. (Грубов, 1958).

Typhaceae

Typha latissima A. Br.[1]

(табл. II, *12*, *13*)

1851. *Typha latissima* A. Br., Verz. foss. Pfl. Oeningen, p. 75.
1855. Heer, Fl. tert. Helv., 1, p. 98, t. 43, 44.
1964. Кутузкина, Сарматская флора Армавира, с. 176, табл. 1, фиг. 7.
1964. Колаковский, Плиоценовая флора Кодора, с. 36. табл. 5, фиг. 4—6.
1968. Ильинская, Неогеновые флоры Закарпатской области УССР, с. 45, табл. 19, фиг. 3, 4.
1983. Шварева, Миоценовая флора Предкарпатья, с. 55, табл. 21, фиг. 1, 2.
1978а. Штефырца, Нов. дан. к раннесарматской флоре Бурсука, с. 367.

Лектотип: Отпечаток листа из сармата Энингена, изображенный Heer (1855, t. 43, fig. 4a).

Исследованные экземпляры: Кол. 1, 591—594.

Сохранились четыре фрагмента листьев рогоза. Длина сохранившихся их участков от 2.7 до 9 см, ширина листьев от 1.3 до 2 см. Жилки 1-го порядка толстые, в числе 11—17, между ними проходят по 7—10 тонких жилок 2-го порядка. На всех отпечатках местами видны поперечные жилки, характерные для рода *Typha*, особенно они хорошо видны на обр. 591 (табл. II, *13*).

Близкий современный вид *T. latifolia* L. широко распространен в Евразии.

В ископаемом состоянии на территории Молдавии по отпечаткам листьев найден впервые, по остаткам плодов Негру (1972) отмечает для флоры Бурсука 2 вида: *T. fusisperma* Negru и *T. elliptica* Negru, сближая первый с современным *T. angustifolia* L., характеризующимся листьями до 1 см ширины.

Все описанные экземпляры хранятся в Ботаническом саду АН Молдавской ССР. Часть фотографий и рисунки выполнены автором, а фотографии листьев современных растений — Г. И. Петровой.

Автор сердечно благодарит И. А. Ильинскую за советы и помощь при оформлении данной статьи.

---

[1] Подробная синонимика этого вида приведена в работе Е. Ф. Кутузкиной (1964).

ЛИТЕРАТУРА

Буданцев Л. Ю., *Свешникова И. Н.* Третичная флора Калининградского полуострова. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 8, 1964, ч. 4, с. 83—112. — *Грубов В. И. Rhamnaceae* R. Br. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 537—607. — *Жилин С. Г. Eucommiaceae.* — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974, с. 153—155. — *Замятин Б. Н. Aceraceae* Lindl. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 405—499. — *Ильинская И. А.* Верхнемиоценовая флора горы Повитруле в Закарпатье. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 5, с. 604—616. — *Ильинская И. А.* Неогеновые флоры Закарпатской области УССР. Л.: Наука, 1968. 122 с. — *Ильинская И. А.*, *Штефырца А. Г.* Ископаемые *Smilacaceae* и *Dioscoreaceae* из миоцена Молдавии. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 2, с. 175—184. — *Иосифова Ю. И.*, *Красненков Р. В.*, *Эберзин А. Г.*, *Якубовская Т. А.* О возрасте «гуровских глин» Волго-Хоперского междуречья по фауне и флоре. — ДАН СССР. Сер. геол., 1971, т. 196, № 6, с. 1414—1417. — *Колаковский А. А.* Плиоценовая флора Кодора. Сухуми: Изд-во АН ГССР, 1964. 209 с. — *Корнилова В. С.* Нижнемиоценовая флора Кушука. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1960. 112 с. — *Криштофович А. Н.* Новое местонахождение третичной флоры в Бессарабии. — Геол. вестн., 1915, т. 1, № 4, с. 245. — *Криштофович А. Н.*, *Байковская Т. Н.* Сарматская флора Крынки. М.; Л.: Наука, 1965. 134 с. — *Кутузкина Е. Ф.* Сарматская флора Армавира. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 8, 1964, вып. 5, с. 145—230. — *Кутузкина Е. Ф.*, *Тахтаджян А. Л.* Некоторые представители сем. *Leguminosae* в сармате Мангюса (Армянская ССР). — Бот. журн., 1977, т. 62, № 7, с. 954—960. — *Негру А. Г.* Раннесарматская флора северо-востока Молдавии. Кишинев: Штиинца, 1972. 159 с. — *Негру А. Г.* Меотическая флора северо-западного Причерноморья. Кишинев: Штиинца, 1986. 195 с. — *Соколов С. Я.*, *Шипчинский Н. В. Gleditsia* L. — В кн.: Деревья и кустарники СССР. Т. 4. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 51—59. — *Шварева Н. Я.* Миоценовая флора Предкарпатья. Киев: Наук. думка, 1983. 160 с. — *Штефырца А. Г.* Новые данные о флоре раннего сармата Молдавии. — Материалы науч. конф. по итог. исслед. работы за 1967 г. Кишинев: Молд. реклама, 1968, с. 50—53. — *Штефырца А. Г.* Новые виды родов *Morus*, *Berberis* и *Mahonia* из миоцена Молдавии. — Палеонтол. журн., 1971, № 2, с. 90—98. — *Штефырца А. Г.* Хвойные, самшит и пальма миоценовой флоры Бурсука в Молдавии. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 4, с. 458—468. — *Штефырца А. Г.* Новые виды родов *Epimedium* и *Vitis* из моцена Молдавии. — Палеонтол. журн., 1973а, № 1, с. 118—122. — *Штефырца А. Г.* Систематический состав и экологические особенности миоценовой флоры Бурсук (Молдавии) по результатам исследования листьев и палеокарпологии. — ДАН СССР, 1973б, т. 209, № 2, с. 447—450. — *Штефырца А. Г.* Раннесарматская флора Бурсука. Кишинев: Штиинца, 1974а. 154 с. — *Штефырца А. Г. Berberis bursukensis* Stephyrtza. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974б, с. 109—110. — *Штефырца А. Г. Mahonia kryshtofovichii* Stephyrtza. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974в, с. 111—112. — *Штефырца А. Г. Epimedium europaeum* Stephyrtza. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 1. Л.: Наука, 1974г, с. 112. — *Штефырца А. Г.* Новые данные к раннесарматской флоре Бурсука. — В кн.: Тез. докл. VI Делегат. съезда ВБО. Л.: Наука, 1978а, с. 365—366. — *Штефырца А. Г.* К познанию понтической флоры Молдавии. — Бот. журн., 1978б, т. 63, № 6, с. 785—796. — *Штефырца А. Г.* Новый вид рода *Cocculus* (*Menispermaceae*) из миоцена Молдавии. — В кн.: Четвертичные и неогеновые фауны и флоры Молдавской ССР. Кишинев: Штиинца, 1980, с. 100—102. — *Штефырца А. Г. Morus danastrensis* Stephyrtza. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1982а, с. 26—*Штефырца А. Г. Celtis begonioides* Goepp. — В кн.: Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1982б, с. 21. — *Штефырца А. Г.* Представители родов *Pyracantha*, *Pistacia*, *Berchemia* и *Paliurus* в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия). — Бот. журн., 1982в, т. 67, № 9, с. 1221—1227. — *Штефырца А. Г.* Новые виды родов *Clematis* (*Ranunculaceae*) и *Marsdenia* (*Asclepiadaceae*) в раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 5, с. 677—681. — *Штефырца А. Г.* Роды *Rosa* и *Sorbus* (*Rosaceae*) раннесарматской флоры Бурсука (Молдавия). — Бот. журн., 1986, т. 72, № 4, с. 448—455. — *Якубовская Т. А.* Сарматская флора Молдавской ССР. — В кн.: Флора и систематика высших растений. Сер. 1. 1955, вып. 11, с. 7—108. — *Braun A.* Verzeichnung der fossilen Pflanzen von Oeningen Stizenberger Übersicht Versteinerungen Badens. Freiburgm, 1851. 144 S. — *Engelhardt H.* Die Tertiärflora des Jesuitengrabens bei Kundratitz in Nordböhmen. — Nova Acta d. Ksl. L. C. Halle: Deutsch. Akad. der Naturforscher, 1885, Bd 48, N 3, S. 297—408. — *Ettingshausen C.* Fossile Flora des Tertiärbeckens von Bilin. Wien, 1869, Bd 3. 110 S. — *Givulescu R.* Flora pliocenă de la Corniţel. Biblioteca gel. şi paleonatol III. Bucureşti: Editura Academiei Republicii populare Române, 1957, p. 5—150. — *Goeppert H. R.* Die tertiäre Flora von Schossnitz in Schlesien. Görlitz: Heyn'sche Buchhandlung (E. Remer.), 1855. 52 S. — *Grangeon P.* Contribution á l'étude de la paléontologie végétale du Massif du Coiron. — Mém. Soc. His. Nat. d'Auvergne, 1958, N 6, p. 7—291. — *Heer O.* Flora tertiaria Helvetiae. Winterthur: Wurster u. Comp., 1855, Bd 1. 117 S. — *Heer O.* Flora tertiaria Helvetiae. Winterthur: Wurster u. Comp., 1856, Bd 2. 110 S. — *Heer O.* Flora tertiaria Helvetiae. Winterthur: Wurster u. Comp., 1859, Bd 3. 337 S. — *Heer O.* Miocene baltische Flora. Königsberg, 1869. 104 p. — *Hough B. A.* Handbook of the trees of the Northern States and Canada east of the Rocky Mountains, Lowville. New York, 1924. 470 p. — *Laurent L.*, *Marty P.* Flore foliaire pliocene des argiles de Reuver et des gisements synchroniques voisins (Limbourg hollandais). — Meddedeel. Van.'s Rijks géolog. Dienst. Sér. B, 1923, N 1. 80 p. — *Lee Sh.-Ch.* Forest botany of China. Shanghai, China: The Commercial Press. Limited, 1935. 991 S. — *Rossmäsler E. A.* Die Versteinerungen des Braunkohlensandsteins aus der Gegend von Altsattel in Böhmen, Dresden; Leipzig: Arnoldischen Buchhandlung, 1840. 42 p. — *Sargent Ch. S.*

Manual of the trees of North America. London: Constable et Co, 1921. 910 p. — *Unger F.* Genera et species plantarum fossilium. — Vindobonae, 1850, 627 p. — *Weber O.* Die Tertiärflora der Niederrheinischen Braunkohlenformation. — Palaeontographica, Cassel, 1852, Bd 2, S. 115—236.

Ботанический сад АН МССР,
Кишинев.

Получено 26 V 1986.

SUMMARY

A detailed description and representation of the species, *Eucommia palaeoulmoides*, *Salix acutissima*, *Gleditsia allemanica*, *Acer* sp. cf. *A. saccharum Typha latissima*, *Frangula rhamnoides* are given. The correct name for the latter species is restored. The above species enrich Barsuk flora so far composed of 29 families with species of the two new ones — *Eucommiaceae*, *Typhaceae*, thus adding 5 genera to the 41 established earlier. The discovery of *Eucommia* leaves in Barsuk is the second one in the south of the European part of the USSR and the most abundant in the USSR. The species *Salix acutissima* is established for the USSR for the first time and *Frangula rhamnoides* is the second finding for the USSR.

СООБЩЕНИЯ

УДК.581.9 : 582.26 (470.118)

К. Л. Виноградова

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ БЕНТОСНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ АРХИПЕЛАГА ЗЕМЛЯ ФРАНЦА-ИОСИФА

K. L. VINOGRADOVA. SOME FEATURES OF BENTHOS ALGAL FLORA FROM FRANZ JOSEF LAND ARCHIPELAGO

Таксономические и географические особенности флоры морских бентосных водорослей Земли Франца-Иосифа свидетельствуют о том, что она представляет собой обедненную высокобореальную североатлантическую флору и связана с последней своим происхождением.

Флора *Chlorophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta* архипелага Земля Франца-Иосифа в настоящее время насчитывает 51 вид (Виноградова, 1986),[1] относящийся к 39 родам и 27 семействам. Оценка степени исследованности флоры, изучение условий обитания водорослей в этом высокоарктическом районе, сравнение с флорой соседних районов позволяют считать этот список достаточно показательным для характеристики флоры как целого. Можно ожидать, что новые исследования позволят увеличить список не более чем на 15—20 видов. В первую очередь это увеличение должно произойти за счет кораллиновых, ряда видов эктокарповых, церамиевых, диктиосифоновых, хетофоровых. Вместе с тем отсутствие в списке некоторых видов, весьма характерных для высокобореальных районов северной Атлантики, таких как представители *Acrochaetiaceae* (за исключением *Audouinella efflorescens*), *Ceramium*, *Porphyra*, по-видимому, отражает их фактическое отсутствие во флоре, так как они не были обнаружены даже при тщательном просмотре круглогодичного материала из характерных для них местообитаний.

Видовой состав альгофлоры архипелага, насколько он известен в настоящее время, заметно беднее, чем в соседних районах Северного Ледовитого океана, находящихся под большим влиянием атлантических вод. Например, на побережье Восточной Гренландии известно более 100 видов, Восточного Мурмана — около 120, Исландии — около 200. Тем не менее применительно к данному высокоширотному району такой видовой состав свидетельствует скорее о разнообразии флоры, чем о ее бедности.

Систематический состав флоры и ее пропорции представлены в таблице.

Отдел	Число					
	семейств	родов	видов	видов в роде	видов в семействе	родов в семействе
Chlorophyta	7	9	13	1.4	1.9	1.3
Rhodophyta	9	14	15	1.1	1.7	1.5
Phaeophyta	11	16	23	1.4	2.0	1.4
По всей флоре	27	39	51	1.3	1.8	1.4

---

[1] В статье К. Л. Виноградовой (1986) указывается 50 видов водорослей. К ним следует добавить еще один — *Giffordia ovata* (Kjellm.) Kylin.

Наиболее богато по числу всех таксонов в альгофлоре архипелага представлены бурые водоросли *Phaeophyta*.

Соотношение числа видов красных и бурых водорослей во флоре любого района, т. е. коэффициент *R*/*P*, является в определенной мере функцией широты, меняясь в северном полушарии при продвижении от тропиков к арктике от 4 до 1 (Feldmann, 1938; Druehl, 1981). Это позволяет использовать данный показатель систематической структуры флоры для характеристики широтно-зональных особенностей морской флоры водорослей. Во флоре Земли Франца-Иосифа *R*/*P*=0.7. Это характеризует ее как высокоширотную холодноводную флору. Вместе с тем следует отметить, что близкие значения данного коэффициента свойственны также флорам соседних, расположенных южнее районов Северного Ледовитого и Атлантического океанов. Во флоре Восточной Гренландии *R*/*P*=0.6, Северной Норвегии — 0.7, Мурмана — 0.8, Лабрадора — 0.8. Ненамного выше этот коэффициент во флоре атлантического побережья Канады (1.0), Исландии (1.1), Западной Норвегии (1.2). Иными словами, между высокоарктической флорой водорослей Земли Франца-Иосифа и флорой низкоарктических и высокобореальных приатлантических районов принципиальных различий по данному коэффициенту не прослеживается.

Преобладая во флоре в целом, бурые водоросли играют существенную роль среди ведущих семейств флоры, образуя половину их видового состава. Они же являются здесь основными массовыми видами, формирующими фитоценозы (*Sphacelaria arctica*, *Laminaria solidungula*, *L. longicruris*, *Alaria esculenta*, *Desmarestia aculeata*, *Pseudolithoderma rosenvingii* и др.), и характеризуются наибольшими биомассами (по данным В. Г. Аверинцева).

Характерной особенностью флоры при общей бедности и простоте структуры является пестрота ее таксономического состава, 76 % родов и 64 % семейств представлены всего одним видом. В среднем на каждый род приходится 1.3 вида, на каждое семейство — 1.8 вида и 1.4 рода (см. таблицу). В Северной Норвегии эти коэффициенты имеют следующий вид: в/р=1.8, в/с=4.2, р/с=2.3; в Исландии — в/р=1.8, в/с=4.6, р/с=2.6; на атлантическом побережье Канады (47—60° с. ш.) — в/р=2.0, в/с=5.4, р/с=2.7; на побережье Британских островов — в/р=2.3, в/с=8.2, р/с=3.5. Таким образом, среди сравниваемых флор флора Земли Франца-Иосифа отличается наибольшей пестротой. Это позволяет говорить о явно аллохтонном характере флоры, об отсутствии в данном районе Арктики более или менее выраженных очагов формообразования, удаленности обсуждаемого района от центров распространения и происхождения флоры.

Ведущих семейств, так же как и ведущих родов, здесь немного, и они представлены незначительным числом видов. Это семейства *Acrosiphoniaceae* (6 видов — 11.8 %), *Ectocarpaceae* (6 видов — 11.8 %), *Laminariaceae* (4 вида — 7.8 %), *Ralfsiaceae*, *Corallinaceae*, *Rhodomelaceae* (по 3 вида — 5.9 %), образующие 49.1 % видового состава флоры. Остальные семейства содержат по 1—2 вида. Два самых богатых рода содержат всего 4 (*Laminaria*) и 3 (*Acrosiphonia*) вида, 7 родов имеют по 2 вида (*Sphacelaria*, *Pilayella*, *Phaeostroma*, *Polysiphonia* и несколько других), остальные — по одному. Все эти семейства и многие роды весьма характерны также для бореальной североатлантической флоры, в которой представлены, как правило, более разнообразно и также входят в состав ведущих семейств, хотя занимают другие места в структуре флоры в результате значительного развития других семейств, которые во флоре архипелага отсутствуют или представлены отдельными видами. Это говорит, с одной стороны, об отсутствии принципиальных различий между флорой обсуждаемого высокоарктического района и высокобореальной арктатлантической флорой, с другой — о том, что флора Земли Франца-Иосифа — обедненная североатлантическая флора. При этом ее обеднение не компенсировалось процессами местного формообразования.

К тем же выводам можно прийти в результате хорологического анализа флоры. Подвергнутые анализу 48 видов (из него исключены 2 вида — *Chlorochytrium* и *Dictyosiphon* sp.) по характеру распространения разбиваются на несколько групп (без учета той части ареала некоторых видов, которая находится в Южном полушарии).

Группа арктических видов, т. е. эндемичный элемент ледовитоморской флоры, позволяющий оценить степень ее самобытности как арктической, не дает твердых оснований для обособления флоры обсуждаемого района от североатлантической; 6 арктических видов составляют 12.5 % флоры. Из них *Phaeostroma endophyticum* и *Dermatocelis laminariae* ограничены Северо-Европейским бассейном. Кроме Земли Франца-Иосифа, они отмечены на восточном и южном побережьях Гренландии и юго-западном побережье Исландии. При этом *D. laminariae* — микроскопический эндофит не совсем ясного систематического положения, *P. endophyticum* — также микроскопический эндофит, он относится к роду преимущественно североатлантического распространения и, по-видимому, происхождения. *Arthrochaete penetrans*, кроме указанных выше районов, распространен на Мурмане и доходит до моря Лаптевых (Новосибирские острова). Три вида имеют циркумполярное распространение. *Halosaccion arcticum* — молодой вид, очень близкий к североатлантическому виду *H. ramentaceum* и связанный происхождением с приатлантическим сектором Арктики. Только о единственном арктическом виде *Laminaria solidungula* можно говорить как о виде тихоокеанского происхождения.

Группа широко распространенных мультизональных видов (6) занимает в общем списке 12.5 %. Остальные виды характеризуются бореально-арктическим распространением. Ядро флоры составляют виды, ограниченные в своем распространении Атлантическим и Северным Ледовитым океанами или имеющие в них преимущественное распространение. В общей сложности таких видов 25 (52.0 %). Среди них выделяется несколько групп. Наиболее многочисленную группу образуют высокобореально-арктические арктатлантические виды (13 видов — 27 %). К ним относятся многие ведущие виды флоры, доминирующие в фитоценозах (*Acrosiphonia flagellata*, *Pseudolithoderma rosenvingii*, *Laminaria digitata*, *L. longicruris*, *Alaria esculenta* и др.). В значительной мере сюда входят виды родов атлантического распространения (*Phaeostroma*, *Sorapion*, *Pseudolithoderma*), 3 арктатлантических вида (6.3 %) характеризуются более широким распространением в бореальной зоне (*Laminaria saccharina*, *Ulvaria obscura*, *Phycodrys rubens*). Заметную группу составляют высокобореально-арктические (7) и бореально-арктические (2) виды (всего 18.7 %), распространенные в северной части Атлантического океана, по всему арктическому побережью и в северной части Тихого океана, преимущественно на побережье Азии, в северной его части. Эта группа во многом тяготеет к предыдущей, поскольку большая часть входящих в нее видов имеет преимущественно арктатлантическое распространение и, по-видимому, проникла в Тихий океан из Арктики (*Odonthalia dentata*, *Desmarestia aculeata*, *Phyllophora truncata*, *Sphacelaria arctica*, *Chaetomorpha melagonium* и др.).

В группу амфибореальных видов входят 3 (6.3 %) высокобореально-арктических и 8 (16.7 %) бореально-арктических видов. Современное распространение этих видов не позволяет определенно судить об их приуроченности к одному или другому океану. Можно только утверждать, что непосредственных связей этих видов с северотихоокеанской флорой не прослеживается.

Поскольку флора Земли Франца-Иосифа изучена недостаточно полно и представлена относительно бедно, для сравнения ее с флорой других районов уместно использовать лишь самый простой индекс Шимкевича—Симпсона (отношение числа общих видов к числу видов в меньшем списке). Он показывает, что наибольшее родство флора Земли Франца-Иосифа обнаруживает с флорой Восточной Гренландии, на 100 % входя в состав последней. На 81 % она составлена видами, обитающими на побережье Исландии, 93.7 % видов флоры являются общими с флорой Скандинавской провинции, 64.6 % видов — общими с флорой Кельтической провинции (Кусакин, 1979). Во флоре Скандинавской провинции не отмечены лишь 3 арктических вида.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградова К. Л. Видовой состав морских водорослей архипелага Земля Франца-Иосифа. — Новости систем. низш. раст., 1986, т. 23, с. 27—37. — *Кусакин О. Г.* Морские и солоновато-водные равноногие ракообразные (Isopoda) холодных и умеренных вод северного полушария. Л.: Наука, 1979. 472 с. — *Druehl L. D.* Geographical distribution. —

In: Lobban C. S., Wynne M. J. The biology of seaweeds. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1981, p. 306—325. — *Feldmann J.* Recherches sur la végétation de la Méditerranée. La côte des Albères. — Rev. Algol., 1938, t. 10, fasc. 1—4, p. 1—339.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 XII 1986.

УДК 582.53 (571.1/5)

Бот. журн., т. 72, № 9

С. А. Тимохина

РОД *ALISMA* (*ALISMATACEAE*) ВО ФЛОРЕ СИБИРИ

S. A. TIMOKHINA. THE GENUS *ALISMA* (*ALISMATACEAE*) IN THE FLORA OF SIBERIA

В результате критического пересмотра гербарного материала показано, что в Сибири произрастают 5 видов рода *Alisma*. Впервые приведены местонахождения в Сибири *A. orientale*, а также новые местонахождения в Сибири *A. lanceolatum* и *A. bjoerkqvistii*.

Во флоре СССР род *Alisma* L., по данным С. В. Юзепчука (1934), насчитывает 5 видов. В последние годы Н. Н. Цвелевым (1978, 1981) внесено уточнение в распространение видов этого рода на территории СССР, приведены дополнительные диагностические признаки разграничения видов, описаны новые виды. В настоящее время во флоре СССР отмечено 8 видов рода *Alisma* (Черепанов, 1981).

Авторы обработок рода *Alisma* для территории Сибири (Крылов, 1927; Попов, 1957; Бусик, 1979, и др.) приводят только 2 вида этого рода: *A. plantago-aquatica* L. и *A. gramineum* Lej. (=*A. loeselii* Gorski, *A. arcuatum* Michal.). Е. Ф. Пеньковская (1973) приводит для Новосибирской обл. третий вид — *A. lanceolatum* With., без указания конкретных местонахождений, а Цвелев (1978) отмечает местонахождения в Тюменской обл. четвертого вида — *A. bjoerkqvistii* Tzvel.

Задачей наших исследований было уточнение видового состава и распространения видов рода *Alisma* на территории Сибири. Материалом для работы послужили гербарные коллекции сибирских видов этого рода, хранящиеся в Гербарии им. М. Г. Попова и общем Гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (NS), в гербариях Томского государственного университета (TK), Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Московского государственного университета (MW), Главного ботанического сада АН СССР (MHA).

В результате критического пересмотра гербарного материала выявлено, что на территории Сибири род *Alisma* представлен 5 видами: *A. plantago-aquatica* L., *A. orientale* (Sam.) Juz., *A. lanceolatum* With., *A. gramineum* Lej. и *A. bjoerkqvistii* Tzvel. Впервые для территории Сибири отмечены местонахождения *A. orientale*, а также новые местонахождения в Сибири *A. lanceolatum* и *A. bjoerkqvistii*.

A. orientale встречается на юге Восточной Сибири: Бурятская АССР, окр. Усть-Кяхты; Читинская обл., долины рек Газимура, Ингоды, Онона.

A. lanceolatum отмечен в Омской, Новосибирской, Томской областях и Алтайском крае. Приводим новые местонахождения этого вида в Сибири (NS): Омская обл., Черлакский р-н, окр. с. Черлак, пойма р. Иртыша, 15 VIII 1949, Е. Вандакурова; Новосибирская обл., Колыванский р-н, окр. с. Чаус, пойма р. Оби, на дороге, 10 VII 1955, Е. Пеньковская, А. Бутурлина; там же, Ордынский р-н, окр. с. Новый Шарап, окраина болота, 28 VII 1958, А. Ронгинская, М. Митрофанова; Алтайский край, пойма р. Оби, заболоченный луг, 19 VII 1959, Е. Пеньковская; Томская обл., Чаинский р-н, окр. д. Козурово, пойма р. Оби, на дороге, 6 VIII 1969, Е. Пеньковская, Т. Лаврова.

A. bjoerkqvistii растет в Тюменской, Курганской, Томской областях и Алтайском крае. Приводим новые местонахождения этого вида в Сибири: Курганская обл., Лопатинский р-н, с. Новониколаевское, 20 VII 1928, Н. Иванова, Т. Тоньшина (LE); Алтайский край, Родинский р-н, окр. с. Родино, болото, 3 VII 1929, Л. Левчук, Н. Баронская (ТК); там же, 29 VI 1952, С. Никитин (MW); Тюменская обл., Красноселькупский р-н, пойма р. Таз, окр. пос. Толька, 19 VII 1966, Прудникова (MW); Томская обл., Чаинский р-н, окр. д. Козурово, пойма р. Оби, присельский выпас, 28 VII 1969, Е. Пеньковская, Т. Лаврова (NS).

ЛИТЕРАТУРА

Бусик В. В. Род *Alisma* L. — В кн.: Флора Центральной Сибири. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1979, с. 66—67. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Вып. 1. Томск.: Изд-во Томск. отд. Рус. бот. об-ва, 1927. 138 с. — *Пеньковская Е. Ф.* Род Частуха. — В кн.: Определитель растений Новосибирской области. Новосибирск: Наука, 1973, с. 281. — *Попов М. Г.* Флора Средней Сибири. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. 556 с. — *Цвелев Н. Н.* О роде Частуха (*Alisma* L.) в СССР. — Нов. сист. высш. раст., 1978, т. 15, с. 14—17. — *Цвелев Н. Н.* О некоторых редких и заносных растениях европейской части СССР, 2.— Нов. сист. высш. раст., 1981, т. 18, с. 247—257. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с. — *Юзепчук С. В.* Род Частуха — *Alisma* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 279—283.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получено 19 XII 1986.

УДК 581.9 (471.2)
Бот. журн., т. 72, № 9

Н. С. Раков

О НАХОЖДЕНИИ *SALVIA PRATENSIS* (*LAMIACEAE*) В ЗАВОЛЖЬЕ

N. S. RAKOV. ON THE OCCURRENCE OF *SALVIA PRATENSIS* (*LAMIACEAE*) IN THE LEFT BANK OF THE VOLGA

Сообщается о нахождении шалфея лугового в Заволжье — в левобережной части Ульяновской обл. Приводится характеристика ценоза, в котором он найден.

Во флоре Ульяновской обл. род *Salvia* L. представлен 5 видами; из них *Salvia stepposa* Shost., *S. tesquicola* Klok et Pobed. распространены повсеместно, а *S. verticillata* L. и *S. nutans* L. известны только в Правобережье и приурочены к местообитаниям с перегнойно-карбонатными почвами и меловым обнажениям. *Salvia pratensis* L., как и *S. nutans*, отнесены нами к категории редких растений (Определитель растений Среднего Поволжья, 1984)

Л. М. Носова (1973) причисляет *Salvia pratensis* к собственно лугово-степным видам и называет его «характерным» растением зональных лугово-степных ценозов лесостепи. Е. М. Лавренко (1980) характеризует этот шалфей как массово встречающийся в остепненных лугах и луговых степях. В Советском Союзе шалфей луговой приурочен преимущественно к лугово-степным сообществам Среднерусской и Приволжской возвышенностей. Восточная граница его ареала, по И. И. Спрыгину (1925), проходит по степям бывшей Пензенской губернии, а самыми восточными местообитаниями шалфея лугового являются Попереченская степь и степные участки бывшего Мокшанского уезда.

В 1983 г. шалфей луговой найден в Заволжье (в 5—7 км к юго-востоку от пос. Лесной Мелекесского р-на Ульяновской обл.) на выкашиваемых полянах дубово-березового леса. Описанное нами местонахождение вида расположено в 300 км от восточной границы его ареала. Размеры полян незначительны, наибольшая из них 3.5—4.0 га. Почва — оподзоленный супесчаный чернозем. Обилие шалфея достигает оценки cop-1. Вместе с *Filipendula vulgaris* Moench. он является одним из господствующих видов среди разнотравья. В настоящее время поляны используются как сенокосные угодья. Несколько лет назад была предпринята попытка занять поляны под искусственную посадку сосны (рядовым способом), но она не имела успеха.

На самой большой по площади поляне мы выделили злаково-разнотравную ассоциацию. На заложенной здесь пробной площадке зарегистрированы злаки и осоки: *Arrhenatherum elatius* — sp,[1] *Bromopsis inermis* — sol, *B. riparia* — sp, *Calamagrostis epigeios* — sp, *Carex praecox* — sol, *Dactylis glomerata* — sol, *Helictotrichon pubescens* — sp, *Phleum phleoides* — sol, *Poa angustifolia* — sp; бобовые: *Lathyrus pallescens* — cop-1, *L. pisiformis* — sol, *Trifolium alpestre* — sp, *T. montanum* — sol, *T. pratense* — sol, *Vicia cracca* — sol, *V. tenuifolia* — sp; разнотравье: *Achillea millefolium* — sp, *Achyrophorus maculatus* — sol, *Adonis vernalis* — sol, *Betonica officinalis* — sol, *Campanula patula* — sol, *C. wolgensis* — sol, *Centaurea scabiosa* — sol, *Dracocephalum ruyschiana* — sol, *Dianthus deltoides* — sol, *Eremogone micradenisa* — sol, *Erigeron acris* — sol, *Euphorbia semivillosa* — sol, *Fragaria viridis* — sp, *Filipendula vulgaris* — cop-1, *Galium boreale* — sol, *G. verum* — sp, *Geranium sanquineum* — sol, *Hieracium echioides* — sp, *Hypericum perforatum* — sol, *Knautia arvensis* — sol, *Leucanthemum vulgare* — sp, *Myosotis arvensis* — sol, *Nepeta pannonica* — sp, *Phlomis tuberosa* — sp, *Pedicularis kaufmannii* — sol, *Peucedanum alsaticum* — sol, *Pimpinella saxifraga* — sol, *Plantago media* — sol, *Polygala comosa* — sol, *Potentilla argentea* — sol, *P. recta* — sol, *Pyrethrum corymbosum* — sp, *Ranunculus polyanthemos* — sol, *Rumex acetosa* — sol, *Salvia pratensis* — cop-1, *S. stepposa* — sol, *Sanquisorba officinalis* — sol, *Seseli libanotis* — sol, *Silene nutans* — sol, *Stachys recta* — sp, *Stellaria graminea* — sol, *Tragopogon pratensis* — sol, *Veronica chamaedrys* — sol, *V. teucrium* — sp, *Viscaria vulgaris* — sp, *Viola tricolor* — sol; кроме того, 13 видов отмечены за пределами площадки. Поляны остепнены незначительно, лишь на самой большой из них отмечены две дерновинки *Stipa pennata*. Ведущая роль в травостое принадлежит мезофильным корневищным и рыхлокустовым злакам *Calamagrostis epigeios*, *Poa angustifolia*, *Bromopsis inermis*, *B. riparia*, *Dactylis glomerata*, *Helictotrichon pubescens*, *Arrhenatherum elatius*. Из указанных злаков заслуживает внимания находка здесь *Bromopsis riparia* и *Arrhenatherum elatius*, это единственные их местонахождения в Ульяновском Заволжье.

Среди многочисленного разнотравья наряду с *Filipendula vulgaris* и *Salvia pratensis* во время цветения в травостое выделяются *Lathyrus pallescens*, *Phlomis tuberosa*, *Trifolium alpestre*, *Galium verum*, *Leucanthemum vulgare*, *Fragaria viridis*. Из кустарничков отмечены *Cerasus fruticosa* и *Genista tinctoria*, причем первый образует небольшие пятна на опушке. Проективное покрытие достигает 80—85 %.

Г. М. Зозулин (1955) выделяет среди четырех типов полян Центрально-Черноземного заповедника древние поляны, сильно остепненные, и более молодые, с незначительным остепнением. А. М. Семенова-Тян-Шанская (1966) поляны заповедника с незначительным остепнением характеризует в двух вариантах: со скашиваемым и заповедным режимами. Сравнивая состав флоры наших полян и полян сенокосного режима заповедника, мы находим между ними много общего. В обоих случаях в травостое доминируют одинаковые синузии как корневищных и рыхлокустовых злаков, так и длительно вегетирующего разнотравья (сюда входит и шалфей луговой). Такая общность флористического состава и фитоценотического сложения полян может указывать и на родство их происхождения. Можно с большой долей достоверности считать, что поляны с шалфеем луговым у пос. Лесной не антропогенного происхождения, а представляют собой остатки прежнего ландшафта.

Как видно из приведенного флористического состава злаково-разнотравной ассоциации, в травостое наблюдается преобладание луговых и лесо-луговых видов (56.4 %). Если к ним прибавить и лугово-степные растения (18.5 %), то луговой акцент ассоциации еще более усилится. Участие типично степных видов незначительно (6.4 %). В травостое, и в особенности среди разнотравья, преобладают эвримезофиты (45.1 %) и ксеромезофиты (26.1 %), небольшую роль играют эвмезофиты (8.0 %), мезоксерофиты (16.1 %), а эвриксерофильные виды единичны.

---

[1] Латинские названия растений даны по «Определителю растений Среднего Поволжья» (1984).

Исходя из вышеизложенного поляны с шалфеем луговым у пос. Лесной Ульяновской обл. следует считать остепненными плакорными лугами. Зозулин (1955) в отношении полян Центрально-Черноземного заповедника придерживается такого же мнения.

Говоря о нахождении большой популяции шалфея лугового у пос. Лесной, нужно отметить, что до 1983 г. на территории Ульяновского Заволжья были встречены лишь единичные особи этого вида в Чердаклинском и Старомайнском районах, а в Предволжье — в Сурском, Сенгилеевском, Новоспасском и Радищевском. Как очень редкий этот вид указывается для Татарии, где он известен только у с. Выселки Чистопольского р-на (Определитель растений Татарской АССР, 1979). Местонахождения шалфея лугового в Заволжье позволяют предположить о его более широком распространении в прошлом, особенно в центральной части Ульяновского Заволжья. По мере хозяйственной деятельности человека лугово-степные ценозы здесь были превращены в пашни (в настоящее время они составляют более 90 % территории). Найденная нами популяция шалфея лугового не исчезла лишь благодаря произрастанию в глубине лесного массива. Для сохранения этой популяции мы рекомендовали Ульяновскому областному совету ВООП объявить лесные поляны у пос. Лесной Мелекесского р-на Ульяновской обл. памятником природы местного значения с сохранением сенокосного режима. Как декоративное растение шалфей луговой рекомендован Главным ботаническим садом АН СССР для групповых посадок в цветниках и с этой целью используется нами на агробиостанции педагогического института.

Гербарные образцы шалфея лугового хранятся на кафедре ботаники Ульяновского государственного педагогического института им. И. Н. Ульянова. Часть образцов передана в Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, где была просмотрена С. С. Иконниковым, за что автор выражает ему искреннюю признательность.

ЛИТЕРАТУРА

Зозулин Г. М. Взаимоотношения лесной и травянистой растительности в Центрально-Черноземном заповеднике. — В кн.: Труды Центрально-Черноземного заповедника. Вып. 3. Курск, 1955, с. 102—234. — *Лавренко Е. М.* Восточноевропейские луговые степи и остепненные луга. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 220—231. — *Носова Л. М.* Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М.: Наука, 1973. 188 с. — *Определитель* растений Татарской АССР. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1979. 372 с. — *Определитель* растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984. 392 с.— *Семенова-Тян-Шанская А. М.* Динамика степной растительности. М.; Л.: Наука, 1966. 169 с. — *Спрыгин И. И.* Из области Пензенской лесостепи. 1. Травяные степи Пензенской губернии. — В кн.: Труды по изучению заповедников. Вып. 4. М.: Главнаука, НКП РСФСР, 1925, с. 1—242.

Ульяновский государственный
педагогический институт.

Поступило 17 II 1987.

УДК 581.3 : 582.475

И. Н. Третьякова

РАЗВИТИЕ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ СТРУКТУР УЗКОПИРАМИДАЛЬНОЙ ФОРМЫ *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

I. N. TRETIJAKOVA. EMBRYONIC STRUCTURE DEVELOPMENT IN NARROW PYRAMIDAL FORM OF *PINUS SYLVESTRIS* (*PINACEAE*)

У узкопирамидальной формы сосны обыкновенной наблюдается большое число аномалий в развитии эмбриональных структур на этапах генеративного цикла, приводящих к деградации гаметофитов и формированию семян низкого качества. Предполагается, что нарушение процесса формирования гаметофитов приводит иногда к проявлению апомиксиса у сосен.

В настоящее время все чаще появляются работы, посвященные изучению аномалий в эмбриональном развитии представителей сем. *Pinaceae* (Sarvas, 1962; Dogra, 1966; Свинцова, 1980; Минина, Третьякова, 1981; Хромова, 1985, и др.). Показано, что аномалии могут проявляться на всех этапах генеративного цикла и возникновение их приводит, как правило, к формированию стерильных семян (Matsuda, Miyajima, 1978). Один из примеров аномальности — образование узкопирамидальной формы кроны, обнаруженное у сравнительно немногих особей разных видов семейства сосновых.

Главной биологической особенностью узкопирамидальной формы как сосны обыкновенной, так и других видов является чрезвычайно низкая семенная продуктивность. Узкопирамидальная форма образует небольшое число мелких

Узкопирамидальная сосна в древостое (дерево № 28б).

стерильных или почти стерильных шишек, часто совсем не приносящих семян (Петров, 1961; Минина, Третьякова, 1983; Минина и др., 1984).

Характерными признаками узкопирамидальных сосен считаются быстрый рост основной оси и боковых побегов в длину, увеличенное число побегов в мутовке, острый угол отхождения веток от ствола, т. е. ярко выраженный их отрицательный геотропизм, и сильное апикальное доминирование (Минина, Третьякова, 1983). В лесоводстве такие деревья получили высокую оценку за отсутствие суковатости, сбежистости ствола, большую продуктивность стволовой древесины высокого качества (Привалов, 1960; Козубов, 1963; Ермаков, 1967) и ряд других особенностей, свойственных плюсовым деревьям, разведению которых в практике лесного хозяйства придается большое значение (Долгошеев, 1974).

Редкая встречаемость узкопирамидальных форм и ослабленное семеношение ставят вопрос, имеются ли действительно признаки деградации половых структур у узкопирамидальных сосен? Если имеются, то структуры какого пола (мужского или женского) затрагивают? В настоящей работе мы попытались ответить на эти вопросы: было проведено цитоэмбриологическое изучение особенностей формирования семян у узкопирамидальной формы сосны обыкновенной.

Материал и методика

В качестве объектов изучения служили 2 особи сосны обыкновенной с узкопирамидальной кроной, произрастающие в Южном Забайкалье (нижнечикойская популяция, деревья № 28б и № 75), и 1 особь (№ 1 уз) в р-не Красноярской лесостепи (см. рисунок). Для контроля использовали 4 типичные особи, 2 из которых (№ 154 и № 235а) произрастали в Южном Забайкалье и 2 (№ 1т и № 2т) — в Красноярской лесостепи. Ниже приводится характеристика изученных деревьев.

№ дерева	Возраст, лет	Высота, м	Диаметр ствола на 1.3 м, см	Проекция кроны, м²	Угол отхождения веток от ствола, град
1уз	70	20	20	2.7	35
28б	55	13	22	3.5	30
75	57	14	24	3.7	37
1т	80	15	30	9.2	54
2т	75	17	27	5.8	52
154	95	13	43	9.1	71
235а	65	11	32	5.7	56

В течение вегетационных периодов 1979—1984 гг. проводили сбор и фиксацию пыльцы, семяпочек первого и второго годов развития, генеративных почек с деревьев. Постоянные и временные препараты готовили по общепринятой методике. Постоянные препараты окрашивали процноновыми красителями (Иванов, Литинская, 1967) и гематоксилином, по Гейденгайну (Прозина, 1960). По каждому сроку сбора приготовляли 30—40 препаратов, анализировали 40—100 семяпочек. Мейоз изучали на временных препаратах, окрашенных ацетокармином (Прозина, 1960).

Для выяснения фертильности пыльцевых зерен производили определение их размеров, жизнеспособности и длины пыльцевых трубок при прорастании. Пыльцу проращивали на минерализованной среде (Nygaard, 1969, 1970) при температуре 26 °C. С помощью гистохимических методик определяли содержание крахмала, аминокислот, индольных соединений, жиров и окислительно-восстановительных свойств пыльцевого зерна (Поддубная-Арнольди и др., 1961). По каждому варианту анализировали 300—400 пыльцевых зерен в трехкратной повторности. Длину пыльцевых трубок измеряли у 30—40 пыльцевых зерен.

Результаты исследования

Мужские генеративные структуры. Заложение мужских генеративных структур в почке у всех (контрольных и опытных) сосен происходило чаще всего в третьей декаде июня в предшествующий цветению год.

ТАБЛИЦА 1

Размер пыльцевых зерен у узкопирамидальной и типичной форм сосны обыкновенной (в мкм)

№ дерева	Тело		Воздушный мешок	
	длина	высота	длина	высота
	Красноярская лесостепь			
1уз	41.6±0.89	31.4±0.76	24.1±0.37	24.1±0.37
1т	42.1±0.75	30.1±0.39	24.1±0.37	24.1±0.37
2т	41.7±0.81	30.5±0.42	24.1±0.37	24.1±0.37
	Забайкалье			
28б	37.5±1.13	35.7±1.13	25.8±1.19	21.4±0.75
75	38.2±1.07	33.4±1.21	24.3±1.13	23.6±1.31
154	44.8±1.36	36.7±1.65	22.1±0.53	26.7±0.83
235а	35.4±1.13	28.5±1.13	23.7±0.96	22.7±0.73

Через 10—14 дн отмечали первые признаки дифференциации микроспорофилов. Развитие мужских генеративных органов в течение первого вегетационного периода завершается формированием микроспорангиев со спорогенной тканью. У узкопирамидальных сосен до 40 % мужских генеративных почек засыхает в год заложения.

В год цветения мейоз микроспороцитов протекает обычно во второй-третьей декаде мая. Число нарушений в анафазе первого и второго делений мейоза незначительное. Зрелая пыльца у узкопирамидальных и контрольных деревьев двуклеточная. Пыльцевые зерна их по размерам не различаются (табл. 1).

Пыльца узкопирамидальных и контрольных деревьев прорастает на минерализованной среде через 20—24 ч. после посева, пыльцевые трубки заканчи-

ТАБЛИЦА 2

Жизнеспособность пыльцевых зерен у узкопирамидальной и типичной форм сосны обыкновенной

№ дерева	Год изучения					
	1979	1980	1981	1982	1983	1984
	Красноярская лесостепь					
1уз	$\frac{39.5}{142\pm7.8}$	$\frac{48.1}{140\pm26.9}$	$\frac{44.2}{144\pm17.7}$	—	$\frac{30.5}{56\pm2.2}$	—
1т	$\frac{73.6}{165\pm6.5}$	$\frac{78.0}{174\pm8.9}$	$\frac{74.0}{159\pm11.1}$	—	$\frac{82.7}{134\pm6.5}$	—
2т	$\frac{82.7}{171\pm11.3}$	$\frac{69.7}{169\pm12.1}$	$\frac{78.6}{168\pm9.2}$	—	$\frac{73.7}{179\pm3.4}$	—
	Забайкалье					
28б	—	—	—	$\frac{50.8}{104\pm2.1}$	$\frac{77.5}{128\pm4.5}$	$\frac{6.0}{37\pm3.4}$
75	—	—	—	$\frac{43.3}{117\pm3.7}$	—	$\frac{24.0}{92\pm4.9}$
154	—	—	—	$\frac{50.4}{127\pm2.2}$	$\frac{88.5}{174\pm6.8}$	$\frac{52.3}{110\pm4.8}$
235а	—	—	—	$\frac{86.7}{139\pm5.8}$	$\frac{78.0}{119\pm6.6}$	$\frac{58.0}{119\pm4.8}$

Примечание. «—» — исследование отсутствовало. В числителе — число проросших пыльцевых зерен (в %), в знаменателе — длина пыльцевых трубок (в мкм).

ТАБЛИЦА 3

Гистохимическая характеристика пыльцевых зерен у узкопирамидальной и типичной форм сосны обыкновенной (в %)

№ дерева	Крахмал			Жиры			Аминокислоты			Индольные соединения			Окислительные свойства		
	нет	мало	много	нет	мало	много	нет	мало	много	нет	мало	много	нет	мало	много
1983 г.															
Красноярская лесостепь															
1уз	36	36	28	11	72	17	12	57	31	15	70	15	10	26	64
1т	10	16	74	12	52	36	4	44	52	13	54	31	0	18	82
2т	21	30	49	9	65	26	0	53	47	12	53	25	3	22	75
Забайкалье															
28б	16	58	26	16	62	22	16	48	35	8	46	46	0	30	70
154	11	53	36	0	78	22	19	48	33	34	44	22	3	18	78
235а	9	47	44	2	56	42	16	39	45	4	69	27	2	33	65
1984 г.															
Забайкалье															
28б	29	52	19	16	43	41	19	62	19	1	84	15	4	70	26
75	27	50	23	14	68	18	11	67	22	11	72	17	7	61	32
154	23	43	34	0	78	22	22	53	25	14	66	20	13	27	60
235а	5	47	48	22	52	26	19	50	31	0	75	25	10	40	50

вают рост через 6—7 дн. Пыльцевые зерна сравниваемых вариантов резко различаются по жизнеспособности (табл. 2). Прорастание пыльцевых зерен узкопирамидальных сосен происходило заметно слабее, чем контрольных. В отдельные годы жизнеспособность пыльцы узкопирамидальных особей повышалась до 77 %, в другие — составляла очень низкую величину (6 %). Гистохимическое окрашивание пыльцы таких особей свидетельствует о меньшем накоплении в ней крахмала, аминокислот, индольных соединений и жиров, более слабо выраженных окислительных свойствах, чем у обычных (табл. 3). Особенно отчетливо это различие проявилось в реакции на крахмал и аминокислоты. Интересно отметить, что у узкопирамидальной особи № 28б в 1983 г. вместе с увеличением способности пыльцевых зерен прорастать на питательной среде отмечалось и более интенсивное накопление индольных соединений.

Женские генеративные структуры. Заложение женских генеративных почек происходит обычно в конце первой декады июля. В первый год формирование их заканчивается образованием покровных чешуй (табл. I, *1*). У большинства проанализированных почек узкопирамидальных сосен наблюдались довольно раннее прекращение процессов формирования и засыхание многих из них, что почти не имело места у типичных сосен.

Семяпочки узкопирамидальных и контрольных сосен в Забайкалье готовы к опылению в первой декаде, а в Красноярской лесостепи — во второй декаде июня следующего года (табл. I, *2*, *3*). В этот период клетки нуцеллуса интенсивно окрашиваются красителями на белки и нуклеиновые кислоты и не содержат крахмала. В глубине нуцеллуса виден слабоокрашенный мегаспороцит (табл. I, *4*).

В течение 7—10 дн после опыления в нижней (халазальной) части мегаспороцита происходит накопление гранул крахмала. Клетки нуцеллуса в апикальной части также накапливают крахмал. Через 14—18 дн после опыления наблюдаются прорастание пыльцевых зерен, мейоз мегаспороцита и образование тетрады, чаще триады мегаспор. У 30 % семяпочек узкопирамидальных сосен деление мегаспороцита не осуществлялось. При этом вокруг мегаспороцита откладывалась толстая каллозная оболочка, которая, вероятно, приводила к его гибели.

Через месяц после опыления нижняя функциональная мегаспора у типичных особей формирует свободноядерный женский гаметофит. Пыльцевые трубки прорастают в ткань нуцеллуса на 175—200 мкм. У узкопирамидальной формы прорастание пыльцы происходило более медленными темпами и длина пыльцевых трубок составляла 90—110 мкм. У определенной части семяпочек узкопирамидальных особей (до 19 %) прорастание пыльцевых зерен на поверхности нуцеллуса вообще не происходило. В конце второго вегетационного периода у узкопирамидальных сосен до 40 % семяпочек оказались разрушенными (табл. I, *5*). В то же вромя у типичных сосен число таких семяпочек составляло не более 12 %. Жизнеспособные семяпочки узкопирамидальной и типичной форм сосны формировали ценоцитные гаметофиты.

В начале второй декады июня в семяночках узкопирамидальной и типичной форм сосны образуются 2—4 архегония (табл. I, *6*). Через 2 дн после их появления формируются 4 шейковых и 1 большая центральная клетка. В течение 10 последующих дней центральная клетка архегониев значительно увеличилась в размере (до 400 мкм дл. и 300 мкм шир.) и вакуолизировалась (табл. I, *7*, *8*).

В начале третьей декады июня, за 3—5 дн до онлодотворения происходит возобновление развития мужского гаметофита и пыльцевые трубки устремляются к архегониям. В этот период цитоплазма центральной клетки приобретает гомогенную структуру. Ядро ее подвергается делению с образованием брюшной канальцевой клетки и яйцеклетки (табл. I, *9*, *10*). Ядро первой разрушается в течение 1—2 дн, а ядро второй увеличивается в размере и смещается в центр архегония (табл. I, *11*, *12*).

Оплодотворение и эмбриогенез. Процесс сингамии у типичных и узкопирамидальных особей сосны обыкновенной протекал в третьей декаде июня. Из 3—4 архегониев оплодотворяются, как правило, 2. Отдельные этапы оплодотворения и формирования свободноядерного проэмбрио представлены в табл. II, *1—6*.

В начале июля у изучаемых сосен происходит формирование зародыша в зародышевом канале. В течение июля в зародышевом канале развиваются 1—3 зародыша. В середине июля происходит дифференциация зародыша, созревание которого наблюдается в середине августа (табл. II, *7—9*). В процессе эмбриогенеза различий между узкопирамидальными и типичными особями сосны не отмечено.

Аномалии в развитии эмбриональных структур в предсингамный период. У узкопирамидальных сосен наблюдалась асинхронность в созревании половых структур. Через 5 дн после оплодотворения, наблюдаемого у типичных и опытных сосен, у определенной части просмотренных семяпочек (до 27 %) узкопирамидальных особей пыльцевые трубки не прорастали и оставались в верхней части нуцеллуса, хотя яйцеклетки при этом достигали полной зрелости (табл. III, *1*). У меньшего числа семяпочек (до 9 %), наоборот, женский гаметофит задерживался в развитии, в то время как формирование мужского гаметофита происходило без отклонений и пыльцевые трубки дорастали до архегониев (табл. III, *2*). Подобные нарушения приводили к образованию семян без зародыша.

Особого внимания заслуживает наблюдаемое в ряде случаев поведение ядра яйцеклетки в неоплодотворенных архегониях у узкопирамидальной формы сосны обыкновенной. Через 7—10 дн после оплодотворения, когда в норме уже идет формирование зародыша, в неоплодотворенных яйцеклетках узкопирамидальных особей появляются веретена деления и возникают очертания хромосом (табл. III, *3—5*), т. е. происходит партеногенетическое деление яйцеклетки. Нам пока не удалось обнаружить образование гаплоидных зародышей у узкопирамидальных особей. Однако тенденция к самостоятельному делению яйцеклетки у последних имеется.

Обсуждение

Эмбриональное развитие узкопирамидальной формы сосны обыкновенной обладает рядом отличительных черт, свидетельствующих о понижении жизнеспособности их половых структур. На основных этапах генеративного цикла у этой формы наблюдается большое число аномалий в эмбриональном развитии, ведущих к стерильности.

Процесс стерилизации охватывает в первую очередь мужские генеративные структуры. Дегенерация последних наблюдается уже на стадии их заложения и выражается в засыхании мужских генеративных почек. Пыльцевые зерна узкопирамидальной формы слабо прорастают на питательной среде. Соответственно и физиолого-биохимические свойства пыльцы низкие, что проявляется в обеднении их жизненно необходимыми соединениями, в первую очередь это касается крахмала и аминокислот. Слабая функциональная активность сказывается уже на начальных этапах их прорастания в семяпочках первого года. При этом рост пыльцевых трубок в ткань нуцеллуса происходит более медленным темпом по сравнению с типичными деревьями.

Аномалии в развитии женских генеративных органов проявлялись на стадии их заложения и начальных этапах формирования свободноядерного женского гаметофита. В первом случае в год заложения происходят остановка развития женских генеративных почек, так же как и мужских, и их засыхание. Во втором — у определенной части семяпочек отсутствовало деление мегаспороцита и образование женского гаметофита не происходило. Особенно ярко аномалии в развитии эмбриональных структур узкопирамидальной формы проявляются в предсингамный период. Это нашло выражение в асинхронности сроков созревания гаметофитов. Чаще всего развитие женского гаметофита значительно опережает развитие мужского. При созревании яйцеклетки в срок вторичный рост пыльцевых трубок существенно задерживается или вообще отсутствует. В отдельных вариантах женский гаметофит отстает в развитии от мужского. Все эти нарушения в изменении состояния гаметофитов у узкопирамидальной формы приводят к отсутствию процесса оплодотворения и впоследствии к деградации гаметофитов.

Особое внимание привлекает наблюдаемое в ряде случаев поведение ядра в неоплодотворенных яйцеклетках узкопирамидальных сосен. В ядрах таких яйцеклеток появляются веретена деления и гаплоидное число хромосом, т. е. наблюдается начальный этап партеногенетического деления яйцеклетки. Это явление во многом напоминает картину нереализованного апомиксиса, показанную нами ранее у аномальных особей кедра сибирского с ускоренным формированием женских структур шишки (Минина, Ларионова, 1979; Третьякова, 1982а, б). Во всех описанных случаях появление гаплоидных зародышей отмечено не было, т. е. о полной реализации апомиктического развития яйцеклетки говорить пока не приходится. Однако тенденции самостоятельного деления яйцеклетки у сосен с нарушенным семеношением иногда проявляются.

В заключение можно сказать, что проявление признаков деградации эмбриональных структур как мужских, так и женских, являются основной причиной затухания способности узкопирамидальной формы к семеношению. Ясно выраженная стерильность генеративных органов связана, вероятно, с особенностью структурного ветвления (отрицательным геотропизмом ветвей) и представляет одно из главных свойств узкопирамидальной формы сосны обыкновенной.

ЛИТЕРАТУРА

Долгошеев В. М. Об изменчивости сосны обыкновенной в условиях южной тайги Среднего Урала. — В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. (Тр. ин-та экологии растений и животных, вып. 90). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1974. 81 с. — *Ермаков В. И.* Итоги исследований по селекции, семеноводству и физиологии древесных пород в Карелии. — В кн.: Вопросы селекции, семеноводства и физиологии древесных пород. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1967, с. 5—15. — *Иванов В. Б., Литинская Т. К.* Одновременная окраска белков и углеводов проционовыми красителями. — Цитология, 1967, т. 9, № 9, с. 58—64. — *Козубов Г. М.* О росте сосны узкокронной формы. — Лесное хоз-во, 1963, № 10, с. 23—25. — *Минина Е. Г., Ларионова Н. А.* Морфогенез и проявление пола у хвойных. М.: Наука, 1979. 215 с. — *Минина Е. Г., Ларионова Н. А., Третьякова И. Н.* Гравитационные адаптации у лесных древесных растений. — Журн. общ. биологии, 1984, т. 45, № 5, с. 687—693. — *Минина Е. Г., Третьякова И. Н.* Об аномалиях женских шишек пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.). — Бот. журн., 1981, т. 66, № 1, с. 102—109. — *Минина Е. Г., Третьякова И. Н.* Геотропизм и пол у хвойных. Новосибирск: Наука, 1983. 200 с. — *Петров С. А.* О стерильности пирамидальной формы сосны обыкновенной. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 9, с. 1337—1339. — *Поддубная-Арнольди В. А., Цингер Н. В., Петровская-Баранова Т. П., Полунина Н. Н.* Гистохимическое исследование пыльцы и пыльцевых трубок некоторых покрытосеменных растений. — В кн.:

Исследования на биохимической эволюции растений. (Тр. Гл. бот. сада). М.: Наука, 1961, т. 8, с. 162—194. — *Привалов Г. Ф.* Формы сосны в лесной опытной даче Сибирского отделения АН СССР. — Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук, 1960, № 5, вып. 1, с. 88—92. — *Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М.: Высш. шк., 1960. 206 с. — *Свинцова В. С.* Цитолого-эмбриологическое изучение сосны обыкновенной при самоопылении и перекрестном опылении. — В кн.: Селекция, генетика и семеноводство древесных пород как основа создания высокопродуктивных лесов: Тез. докл. Всесоюз. науч.-техн. совещ. Ч. 2. М., 1980, с. 436—438. — *Третьякова И. Н.* Цитоэмбриология аномальных женских шишек *Pinus sibirica* Du Tour. — Бот. журн., 1982а, т. 67, № 4, с. 514—520. — *Третьякова И. Н.* Развитие женского гаметофита, оплодотворение и эмбриогенез кедра сибирского в норме и аномалии. — В кн.: Плодоношение лесных пород Сибири. Новосибирск: Наука, 1982б, с. 45—59. — *Хромова Л. В.* Эмбриональные процессы в неоплодотворенных семяпочках сосны обыкновенной при ксеногамии. — Лесоведение, 1985, № 2, с. 47—52. — *Dogra P. D.* Observations on *Abies pindrow* with discussion on the question of occurrence of apomixis in Gymnosperms. — Silvae Genetica, 1966, vol. 15, N 1, p. 11—20. — *Matsuda K., Miyajima H.* Sterile seed formation in Suga (*Cryptomeria Japonica* D. Don.). — J. Jap. For. Soc., 1978, vol. 60, N 1, p. 1—9. — *Nygaard P.* Studies on the germination of pine pollen (*Pinus mugo*) in vitro. I. Crowth condition and effects of pH and temperature on germination, tube growth and respiration. — Physiol. Plant., 1969, vol. 22, fasc. 2, p. 338—346. — *Nygaard P.* Studies on the germination of pine pollen (*Pinus mugo*) in vitro. II. Effects of different ions. — Physiol. Plant., 1970, vol. 23, fasc. 2, p. 372—384. — *Sarvas R.* Investigations on the flowering and seed crop of *Pinus sylvesrtis*. — Comm. Inst. For. Fen., 1962, vol. 53, N 4, p. 1—198.

Институт леса и древесины СО АН СССР,
Красноярск.

Получено 18 VII 1985.

УДК 582 : 630 181.8

Бот. журн., т. 72, № 9

В. В. Шутов

О СЕЗОННОМ РАЗВИТИИ И УРОЖАЙНОСТИ *VACCINIUM MYRTILLUS* И *OXYCOCCUS PALUSTRIS* (*ERICACEAE*)

V. V. SHUTOV. ON SEASONAL DEVELOPMENT AND PRODUCTIVITY OF *VACCINIUM MYRTILLUS* AND *OXYCOCCUS PALUSTRIS* (*ERICACEAE*)

Анализируются многолетние материалы о сезонном развитии и урожайности черники и клюквы в центральном районе подзоны южной тайги. Выделено 7 типов сезонов, отмечена связь типов с урожайностью этих видов.

Связь сезонного развития с урожайностью черники *Vaccinium myrtillus* L. и клюквы *Oxycoccus palustris* Pers. остается пока недостаточно изученной. Почти нет работ об использовании этой связи в прогнозировании урожаев ягод. Анализируя сезонное развитие и плодоношение черники и клюквы, исследователи не отмечают между ними прямой причинной связи и чаще всего указывают на сильную зависимость обоих явлений от климатических факторов (Колупаева, 1971; Снигирев, Хвесько, 1978; Шутов, 1980, 1985, и др.). Однако если оба явления не имеют прямой причинной связи и однозначно определяются третьим фактором или их группой, то между ними должна быть косвенная связь (Шульц, 1981). Следовательно, можно предположить, что какие-то особенности сезонного развития черники и клюквы указывают на определенный уровень их плодоношения. На наш взгляд, такие особенности сезонного развития достаточно хорошо отражают типы сезонов, которые широко используются фенологами при классификации сезонной динамики природы.

Цель наших исследований — по сезонному развитию черники и клюквы определить типы сезонов и выявить их связь с урожайностью этих видов. Полевые работы проведены в 1975—1985 гг. в Судиславском лесхозе Костромской обл., относящемся к центральному району подзоны южной тайги. Были заложены 24 пробные площади по 0.1 га в наиболее типичных и распространенных 4 лесных ассоциациях: ельнике кисличнo-черничном, сосняках чернично-зеленмошном и чернично-сфагновом, березняке чернично-вейниковом, а также в 4 болотных ассоциациях: кустарничково-пушицево-сфагновой, пушицево-осоково-сфагновой, сосново-кассандрово-сфагновой и сосново-осоково-сфагновой. Пробные площади для изучения черники характеризовались сомкнутостью полога древостоя 0.6—0.8, возрастом древостоя 60—80 лет, а для клюквы — 0—0.3 и 40—60 лет соответственно. Проективное покрытие черники варьировало от 40 до 85 %, клюквы — от 10 до 50 %. Ежегодно на каждой пробной площади определяли урожай ягод путем закладки не менее 50 учетных площадок 1×1 м через 2—3 м ходовой линии на занятой ягодником площади и проводили фенологические наблюдения по методике И. Н. Бейдеман (1974). Типы сезонов определяли по особенностям сезонного развития черники и клюквы в период от начала вегетации до конца цветения, так как это наиболее ответственный за формирование урожая ягод период, в течение которого под влиянием неблагоприятных погодных условий и других факторов происходит основной отпад репродуктивных органов черники и клюквы (Черкасов, 1975; Шутов, 1980). Сезоны классифицировали в соответствии с мотодическими указаниями Г. Э. Шульца (1981). Для этой цели использовали 2 параметра: сроки наступления фенофазы «начало вегетации» и продолжительность периода от начала вегетации до конца цветения. По срокам наступления начала вегетации различали 5 градаций: своевременные сезоны, начавшиеся с отклонениями от среднемноголетней даты не свыше 5 сут; ранние и поздние, начавшиеся с отклонениями на 6—15 сут; очень ранние и очень поздние, начавшиеся с отклонениями на 16 сут и более. Соответственно по продолжительности периода от начала вегетации до конца цветения различали тоже 5 градаций: сезоны средней продолжительности, характеризующиеся отклонениями от среднего показателя продолжительности не более ±0.5σ (среднее квадратическое отклонение); укороченные и удлиненные сезоны, характеризующиеся отклонениями в пределах 0.6—1.5σ; короткие и длинные сезоны, характеризующиеся отклонениями на 1.6σ и более. Возникающие по годам сочетания градаций давали название типам сезонов: ранние средней продолжительности, ранние укороченные и т. д. Теоретически все многообразие сезонов по этой классификации можно подразделить на 25 типов, но 11 из них встречаются крайне редко, поэтому исследователи используют обычно не более 14 типов (Шульц, 1981). Впервые методику подобной классификации сезонов по первому параметру предложил в 1922 г. Д. Н. Кайгородов, а по второму — в 1975 г. Е. А. Крутовская и Т. Н. Буторина (цит. по: Шульц, 1981). В обработке полевых материалов применяли метод дисперсионного анализа, достоверность результатов определяли по доверительному уровню 0.95 (Плохинский, 1970).

ТАБЛИЦА 1

Сезонное развитие черники и клюквы в 1975—1985 гг. в Судиславском лесхозе Костромской обл.

Фенологическая фаза	Дата наступления		
	ранняя	поздняя	средняя
	Черника		
Начало вегетации	18 IV 83	8 V 76	28 IV
Начало роста побегов	24 IV 83	16 V 76	5 V
Начало цветения	5 V 75	26 V 78	16 V
Массовое цветение	12 V 75	5 VI 76	22 V
Конец цветения	18 V 83	14 VI 76	1 VI
	Клюква		
Начало вегетации	24 IV 75	20 V 80	8 V
Начало роста побегов	30 IV 75	26 V 80	15 V
Начало цветения	25 V 75	24 VI 78	11 VI
Массовое цветение	3 VI 83	30 VI 78	16 VI
Конец цветения	17 VI 83	15 VII 78	29 VI

Анализ материалов многолетних фенологических наблюдений показал большое разнообразие в сезонном развитии черники и клюквы. Сроки наступления отдельных фенофаз значительно колебались по годам. Разница между ранней и поздней датами их наступления колебалась у черники от 20 до 27, у клюквы от 26 до 30 сут, а отклонения сроков фенофаз от средней многолетней даты — от 10 до 14 и от 12 до 15 сут соответственно (табл. 1).

Так как отклонения сроков начала вегетации от среднемноголетней даты у черники и клюквы не превышали 15 сут, из 5 различаемых в этом случае нами выделены только 3 градации сезонов: своевременные, ранние и поздние. Продолжительность периода от начала вегетации до конца цветения у черники колебалась от 29 до 39, у клюквы — от 41 до 62 сут, составляя в среднем 33±1 и 51±2 сут при σ, равной 4 и 7 сут соответственно. Отклонения от среднего показателя продолжительности периода во все годы наблюдений не превышали 1.5σ, следовательно, из 5 различаемых градаций сезонов выделить опять можно только 3: средней продолжительности, укороченные и удлиненные сезоны. Для выделения всех намеченных градаций сезонов потребуются более многолетние наблюдения.

Сочетания найденных нами градаций предполагают выделение 9 типов сезонов, однако по материалам наших 11-летних наблюдений удалось выделить только 7. Вероятность их наступления составляла 9, 18 и 27 %, т. е. тот или иной тип сезона в течение 11 лет наблюдался 1, 2 или 3 года, причем у черники в большинстве случаев 2, а у клюквы — 1 год (табл. 2).

Типы сезона в отдельные годы различались в зависимости от вида ягодного растения, что вызвано, по-видимому, существенной разницей календарных сроков периода от начала вегетации до конца цветения черники и клюквы (табл. 1).

Как видно из табл. 2, урожай ягод черники и клюквы существенно варьирует в зависимости от типа сезона. Сравнение средней урожайности черники и клюквы у разных типов сезонов показало отсутствие достоверных различий между некоторыми из них. Это дает основание подразделить типы сезонов по уровню плодоношения на 4 группы: с обильным (выше 300 кг/га), хорошим (200—300), средним (100—200) и слабым (ниже 100) урожаями. У черники обильный урожай ягод характерен для сезонов раннего средней продолжительности типа; хороший — для раннего укороченного, своевременного средней продолжительности и своевременного удлиненного типов; средний — для раннего удлиненного и позднего укороченного типов; слабый — для позднего удлиненного типа. У клюквы обильный урожай ягод отмечен при раннем укороченном типе сезонов, хороший — при своевременном удлиненном типе сезонов, средний — при раннем средней продолжительности и позднем удлиненном типах сезонов, слабый — при раннем удлиненном, своевременном средней продолжительности и позднем укороченном типах. По этим данным можно выявить для долгосрочных прогнозов закономерности плодоношения черники и клюквы. Например, исходя из наших материалов повторяемость лет с обильным, хорошим, средним и слабым урожаями составляет у черники 1 : 4 : 3 : 2,

ТАБЛИЦА 2

Урожайность черники и клюквы в зависимости от типа сезона

Тип сезона	Черника		Клюква	
	год	средняя урожайность, кг/га	год	средняя урожайность, кг/га
Ранний средней продолжительности	1984	425±17	1983	125±12
Ранний укороченный	1975, 1983	260±23	1984	300±27
Ранний удлиненный	1982, 1985	160±12	1975	25±4
Своевременный средней продолжительности	1977, 1979	230±29	1977, 1979, 1985	50±5
Своевременный удлиненный	1980	240±21	1982	210±25
Поздний укороченный	1981	145±10	1980, 1981	68±8
Поздний удлиненный	1976, 1978	90±9	1976, 1978	140±16

ТАБЛИЦА 3

Дисперсионный анализ данных о влиянии типов сезонов и ассоциаций на урожайность черники и клюквы, кг/га

Источник варьирования	Сумма квадратов отклонений	Степени свободы	Дисперсия	Квадрат корреляционного отношения	Критерий Фишера	
					фактический	стандартный
			Черника			
Общий	3807368	111				
Случайный	956488	94	10175	0.25		
Факториальный	2850880	27	105588	0.75	10.4	1.6
тип сезона	2301772	6	383629	0.60	37.7	2.2
ассоциация	246144	3	82048	0.07	8.1	2.7
взаимодействие обоих факторов	302964	18	16831	0.08	1.7	1.8
			Клюква			
Общий	1140370	117				
Случайный	223581	90	2484	0.20		
Факториальный	916789	27	33955	0.80	13.7	1.6
тип сезона	703384	6	117231	0.62	47.2	2.2
ассоциация	73954	3	24651	0.06	9.9	2.7
взаимодействие обоих факторов	139451	18	7747	0.12	3.1	1.8

у клюквы 1 : 1 : 2 : 6 соответственно. Следовательно, в течение 10 лет у черники можно ожидать 5, у клюквы — 2 года с хорошим или обильным урожаями ягод, причем они будут повторяться для черники через 1—3, для клюквы — через 3—5 лет (табл. 2).

О тесной связи сезонного развития с урожайностью черники и клюквы позволяют судить результаты дисперсионного анализа, где типы сезонов и ассоциации взяты в качестве вариантов учитываемых факторов (табл. 3). Повторностями служили пробные площади. Общий объем дисперсионного комплекса у черники 112, у клюквы 118 повторностей. Результативным признаком являлась урожайность черники и клюквы на пробных площадях.

Из табл. 3 видно, что 75 % варьирования урожайности черники определяется различиями между вариантами учтенных факторов, причем на типы сезонов приходится 60 %, на ассоциации — 7, на взаимодействие обоих факторов — 8, т. е. урожайность черники определяется в основном типами сезонов. Подобное явление отмечено и у клюквы. Следовательно, типы сезонов можно с высокой степенью надежности использовать в краткосрочном (за 1—2 мес до сбора ягод) прогнозе урожаев. Для этой цели вполне приемлемы материалы табл. 2.

При прогнозе следует учитывать, что промышленные урожаи ягод, условно принимаемые большинством исследователей выше 100 кг/га, у черники отмечаются во всех изученных ассоциациях при следующих типах сезонов: раннем средней продолжительности, раннем укороченном, своевременном средней продолжительности и своевременном удлиненном; у клюквы — при раннем укороченном и своевременном удлиненном типах. У черники при позднем удлиненном, а у клюквы при раннем удлиненном типах сезонов плодоношение повсеместно не превышает 100 кг/га. В остальные типы сезонов плодоношение черники и клюквы варьирует по ассоциациям от 0 до 150—200 кг/га.

В заключение следует отметить три момента в использовании при прогнозе связи сезонного развития с урожайностью черники и клюквы. Во-первых, найденная зависимость между типами сезонов и урожайностью этих видов опирается на материалы наших 11-летних наблюдений в относительно ограниченном районе и на небольшом числе ассоциаций, поэтому для широкого применения ее в прогнозе урожаев необходимо подтверждение аналогичными исследованиями в других регионах. Во-вторых, в прогнозе нужно учитывать то, что примерно 1—2 раза в 10 лет наблюдается массовое повреждение репродуктивных почек во время морозного, бесснежного или малоснежного осенне-зимнего периода, поэтому для надежности прогноза требуется анализ погодных условий осени и зимы. В-третьих, с помощью найденной зависимости можно определять повторяемость лет с обильным, хорошим, средним, слабым урожаями, имея только фенологические материалы, которые по некоторым регионам содержат несколько десятков лет наблюдений, что очень ценно для составления долгосрочных прогнозов урожаев ягод в этих регионах.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука, 1974. 154 с. — *Колупаева К. Г.* Урожайность клюквы в Кировской области. — Раст. ресурсы, 1971, т. 7, № 1, с. 99—103. — *Плохинский Н. А.* Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 367 с. — *Снигирев Г. С., Хвесько О. И.* Интенсивность цветения и плодоношения некоторых ягодных растений БССР. — Раст. ресурсы, 1978, т. 14, № 1, с. 113—117. — *Черкасов А. Ф.* Сравнительный анализ некоторых способов прогнозирования фенофаз и урожая дикорастущих плодово-ягодных растений. — В кн.: Ресурсы ягодных и лекарственных растений и методы их изучения. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1975, с. 8—26. — *Шульц Г. Э.* Общая фенология. Л.: Наука, 1981. 188 с. — *Шутов В. В.* Фенологическое развитие и продуктивность черники в связи с экологическими факторами в условиях Костромской области. — В кн.: Повышение продуктивности лесов в центральной части южной тайги. М.: ВНИИЛМ, 1980, с. 110—118. — *Шутов В. В.* Влияние экологических факторов на урожайность *Vaccinium myrtillus* и *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1647—1653.

Лесная опытная станция ВНИИЛМа,
Кострома.

Получено 19 IV 1986.

УДК 581.5+581.9 (517.3)

Бот. журн., т. 72, № 9

Х. Д. Кнапп, В. Хильбиг

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ ЮЖНОГО МАКРОСКЛОНА ХЭНТЕЯ (МНР)

H. D. KNAPP, W. HILBIG. BOTANICO-GEOGRAPHICAL ELEMENTS OF PLANT COMMUNITIES IN THE SOUTHERN MACROSLOPE OF KHENTEY (MONGOLIA)

В статье охарактеризованы закономерности вертикальной поясности растительного покрова южного макросклона Хэнтея и дан анализ ареалов групп видов, доминирующих в основных сообществах высотных поясов.

На севере Монголии самая большая лесная область земного шара переходит в одну из самых обширных безлесных засушливых областей. Область хвойных лесов умеренной и холодной Евразии граничит здесь с Даурской флористической провинцией степной и пустынной области Центральной Азии (рис. 1).

Северная Монголия представляет собой наиболее континентальный участок переходной полосы между лесной и степной областями Евразии (Jäger, 1968). Здесь полностью выпадает своеобразная зона лиственных лесов, характерная для субмеридионально-температных областей Европы и восточной Азии.[1] Для климата, рельефа, почв, а также растительности и животного мира характерны взаимопроникновение и взаимовлияние сибирских и монгольских элементов.

Климат гор северной Монголии с годовым количеством осадков более 400 мм, холодной зимой (среднеянварская температура ниже —25 °С), коротким умеренным летом (среднеиюльская температура около +15 °С) носит гумидный сибирский характер. Характерен мощный слой вечной мерзлоты.

---

[1] В тексте сохранены ареологические термины, предложенные H. Meusel et al. (1965). Объяснения даны в примечании к таблице.

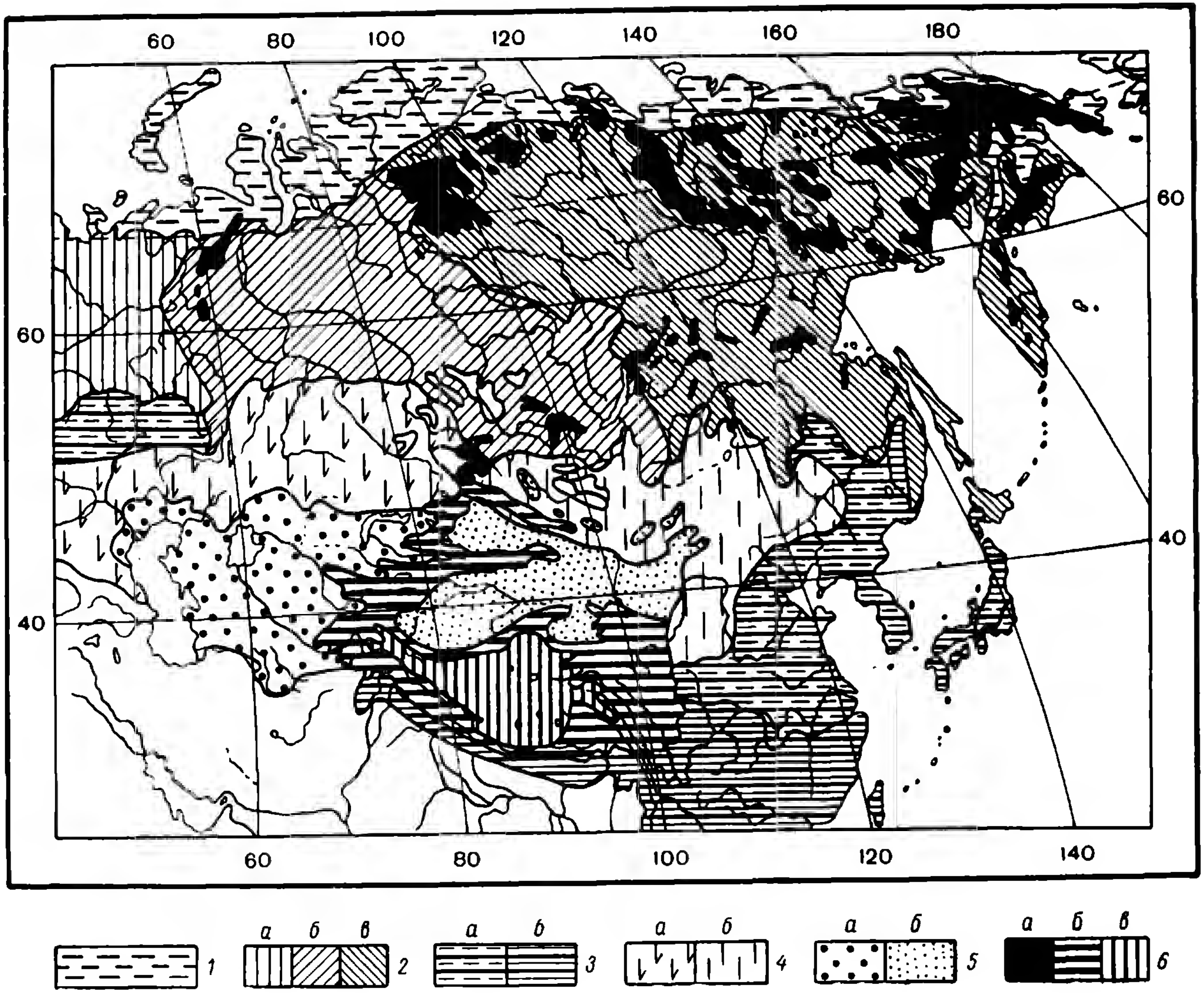


Рис. 1. Растительность северной Азии (по: Физико-географический атлас мира, 1964: схематизированная карта № 66—67).

1 — тундры, *2* — хвойные леса: *а* — северо-восточноевропейские, *б* — уралосибирские, *в* — ангарские и берингийские; *3* — лиственные леса: *а* — восточноевропейские и восточноазиатские, *б* — гималайские; *4* — степи: *а* — понтическо-южносибирские, *б* — монголо-китайские; *5* — пустыни: *а* — туранские, *б* — центральноазиатские; *6* — высокогорная растительность: *а* — сибирские горные тундры, *б* — средне- и центральноазиатские горные степи, альпийские луга и кустарники, *в* — тибетские холодные высокогорные пустыни.

Ботанико-географические типы	Диагноз ареала	Виды
1. Бореальные элементы		
1.1. Урало-сибирские таежные (группа *Pinus sibirica*)	(субм/мо)—темп—б·К$_{(1)-2}$ (ЕВР)—СИБ	*Pinus sibirica* (рис. 2, *1*), *Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Atragene sibirica*, *Trollius asiatica*
1.2. Восточносибирско-даурские таежные и горные (группа *Pinus pumila*)	(субм/мо)—темп/мо—б·К$_{(1-3)}$АЗ	*Pinus pumila* (рис. 2, *2*), *Larix dahurica*, *Betula exilis*, *Salix fuscescens*
1.3. Широко распространенные восточноевропейско-сибирские (группа *Cacalia hastata*)	(субм/мо)—темп—б·К$_{1-3}$ (ЕВР)—СИБ	*Cacalia hastata*, *Ranunculus propinquus*, *Moehringia lateriflora*, *Sorbus sibirica*, *Rosa acicularis* (рис. 3, *1*)
1.4. Температно-суббореальные (восточноевропейско-) сибирские таежные и лесостепные (группа *Trifolium lupinaster*)	темп—(б)·К$_{1-(3)}$(ЕВР)—СИБ (дизъюнкт)	*Trifolium lupinaster*, *Geranium pseudosibiricum* (рис. 3, *2*), *Pulsatilla flavescens*, *Carex pediformis*, *Cimicifuga foetida*
1.5. Виды с циркумбореальным широкозональным ареалом (группа *Populus tremula*)	(м/мо)—субм/мо—темп—б—(аркт) ЦИРКПОЛ	*Populus tremula*, *Sanguisorba officinalis*, *Parnassia palustris*, *Epilobium angustifolium*, *Caltha palustris*
1.6. Циркумбореальные субокеаническо-континентальные таежные и болотные (группа *Linnaea borealis*)	темп—б—(аркт)·К$_{(1)-3}$ ЦИРКПОЛ	*Linnaea borealis* (рис. 4), *Ledum palustre*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Lathyrus palustris*, *Calamagrostis neglecta*
1.7. Циркумбореально-температные субокеанические южно-таежные (группа *Goodyera repens*)	(субм/мо)—темп—б•ОК$_{2-3}$ ЦИРКПОЛ	*Goodyera repens* (рис. 5), *Corallorhiza trifida*, *Trientalis europaea*, *Majanthemum bifolium*, *Rubus saxatilis*
2. Элементы континентальных горных районов Голарктики		
2.1. Температно/альпийские и циркумарктические континентальные высокогорные и тундровые (группа *Kobresia myosuroides*)	(м/альп—субм/альп)—темп/альп—(мо)+(б)—аркт·К$_{(1)-(2)}$ ЦИРКПОЛ (дизъюнкт)	*Kobresia myosuroides* (рис. 6), *Carex rupestris*, *Oxyria digina*, *Thalictrum alpinum*, *Pedicularis oederi*
2.2. Температно(-арктические) континентальные горные (группа *Woodsia ilvensis*)	(м/альп—субм/субальп)—темп/(субальп)—мо—б—(аркт)•К$_{1-2}$ ЦИРКПОЛ	*Woodsia ilvensis*, *Dryopteris fragrans*, *Aster alpinus*, *Primula farinosa*, *Juniperus sibirica*
2.3. Алтайско-саянско-даурские высокогорные (группа *Rhodiola quadrifida*)	(субм/альп)—темп/альп—субальп+(б)·К$_{(1)-(2)}$АЗ	*Rhodiola quadrifida*, *Carex coriophora*, *Betula rotundifolia*, *Chrysosplenium sedakowii*, *Callianthemum isopyroides*
2.4. Алтайско-саянско-даурские горно-таежные (группа *Ribes altissimum*)	(субм/субальп)—темп/(субальп)—мо·К$_{(1)-(2)}$АЗ	*Ribes altissimum*, *Berberis sibirica*, *Spiraea alpina*, *Androsace incana*, *Cortusa altaica*
2.5. (Центрально-)североазиатские (наскально-)степные (группа *Orostachys spinosa*)	субм/мо—темп—(б)·К$_{(1)-2}$	*Orostachys spinosa*, *Clausia aprica*, *Alyssum lenense*
3. Восточноазиатские элементы		
3.1. Маньчжурско-охотско-алтайские субокеанические (группа *Rhododendron dauricum*)	(субм/мо)—темп—(б)·К$_{(1)-3}$ ВОСТАЗ—СИБ	*Rhododendron dauricum* (рис. 7, *1*), *Crataegus dahurica*, *Rosa davurica*, *Selinum dahuricum*, *Aegopodium alpestre*
3.2. Восточноазиатско-монгольско-даурские виды редколесий (группа *Ulmus pumila*)	(м/мо)—субм—темп·К$_{1-3}$ АЗ	*Ulmus pumila* (рис. 7, *2*), *Cheilanthes argentea*, *Rubia cordifolia*, *Pseudostellaria rupestris*

Ботанико-географические типы	Диагноз ареала	Виды
3.3. Восточноазиатско-даурско (-центральносибирские) субконтинентальные луговостепные (группа *Hemerocallis minor*)	(м/мо)—субм/мо—темп·К$_{(1)-2}$АЗ	*Hemerocallis minor* (рис. 8), *Lilium pumilum*, *Stellera chamaejasme*, *Stipa sibirica*, *Bupleurum scorzonerifolium*
4. (Южносибирско)-(средне-)центральноазиатские степные и пустынно-степные элементы		
4.1. Монгольско(-даурские) степные (группа *Cymbaria daurica*)	субм—(темп)·К$_1$ЦАЗ—(СИБ)	*Cymbaria daurica* (рис. 9, *1*), *Haplophyllum dauricum*, *Caryopteris mongolica*, *Artemisia adamsii*, *Pedicularis flava*
4.2. Южносибирско-монгольско-даурские степные (группа *Thermopsis lanceolata*)	(м/мо)—субм—(темп)·К$_{(1)-(2)}$(ЕВР)—АЗ	*Thermopsis lanceolata*, *Dianthus versicolor*, *Artemisia sericea*, *A. glauca*, *A. frigida*
4.3. (Восточноевропейско-) средне-центральноазиатские степные и пустынностепные (группа *Kochia prostrata*)	(м)—субм—(темп)·К$_{1-(2)}$(ЕВР)—С—ЦАЗ	*Kochia prostrata* (рис. 10), *Eurotia ceratoides*, *Lactuca tatarica*
5. Евразиатские элементы		
5.1. Евразиатские субконтинентальные луговостепные (и лесные) (группа *Geranium pratense*)	(субм/мо)—темп—(б)·К$_{(1)-3}$ЕВРАЗ	*Geranium pratense*, *Polygonatum odoratum*, *Dianthus superbus*, *Dracocephalum ruyschiana*, *Phlomis tuberosa* (рис. 11)

Примечание. аркт — арктическая (тундровая) зона, б — бореальная (таежная) зона, темп — умеренная (температурная) зона, субм — теплоумеренная (субмеридиональная) зона, м — «теплая» (меридиональная) зона, /мо — горный пояс, /субальп — подгольцовый пояс, /альп — гольцовый (высокогорный) пояс, ·К$_{1-3}$ — ступени континентальности, ·ОК$_{1-3}$ — ступени океаничности, дизъюнкт — дизъюнктивный ареал, ЕВР — Европа, ЕВРАЗ — Евразия, ЦИРКПОЛ — циркумполярный ареал, АЗ — Азия, ВОСТАЗ — восточная Азия, С — Средняя Азия, ЦАЗ — Центральная Азия, СИБ — Сибирь. В скобках — названия регионов, где виды данной группы встречаются реже.

На южной окраине Хэнтея происходит резкий переход от гумидного к субаридному степному климату с годовым количеством осадков менее 300 мм, жарким, но также коротким летом. Этим климатическим особенностям соответствуют резкие изменения растительности — от хвойных лесов к степям. Столь различные типы растительности отличаются контрастными флористическими элементами. Здесь сходятся арктические тундровые растения и бореальные виды хвойных лесов с центральноазиатскими степными и пустынно-степными растениями, а также представителями горной флоры умеренного пояса. Характерные восточноазиатские элементы встречаются с самыми восточными представителями евросибирских («западных») элементов. И наконец, специфику флоре придают многочисленные континентальные горные виды (см. таблицу).

На примере растительности Хэнтея мы хотим показать, как сочетаются в растительном покрове переходной полосы между лесом и степью различные флористические элементы. Подробно этот вопрос рассматривался в более ранней нашей работе, где приводятся сводные таблицы геоботанических описаний и карты ареалов (Hilbig, Knapp, 1983).

Высокогорный пояс

Хэнтей, возвышающийся более чем на 2700 м, поднимается до высокогорного пояса, который и северомонгольских горах характеризуется гольцовыми террасами — ступенчато расположенными выровненными поверхностями, с четко выраженными полигонами и скалами-останцами, отделенными друг от друга крутыми уступами с осыпями. Этот характерный восточносибирско-северомонгольский высокогорный рельеф возник в результате перигляциальных процес-

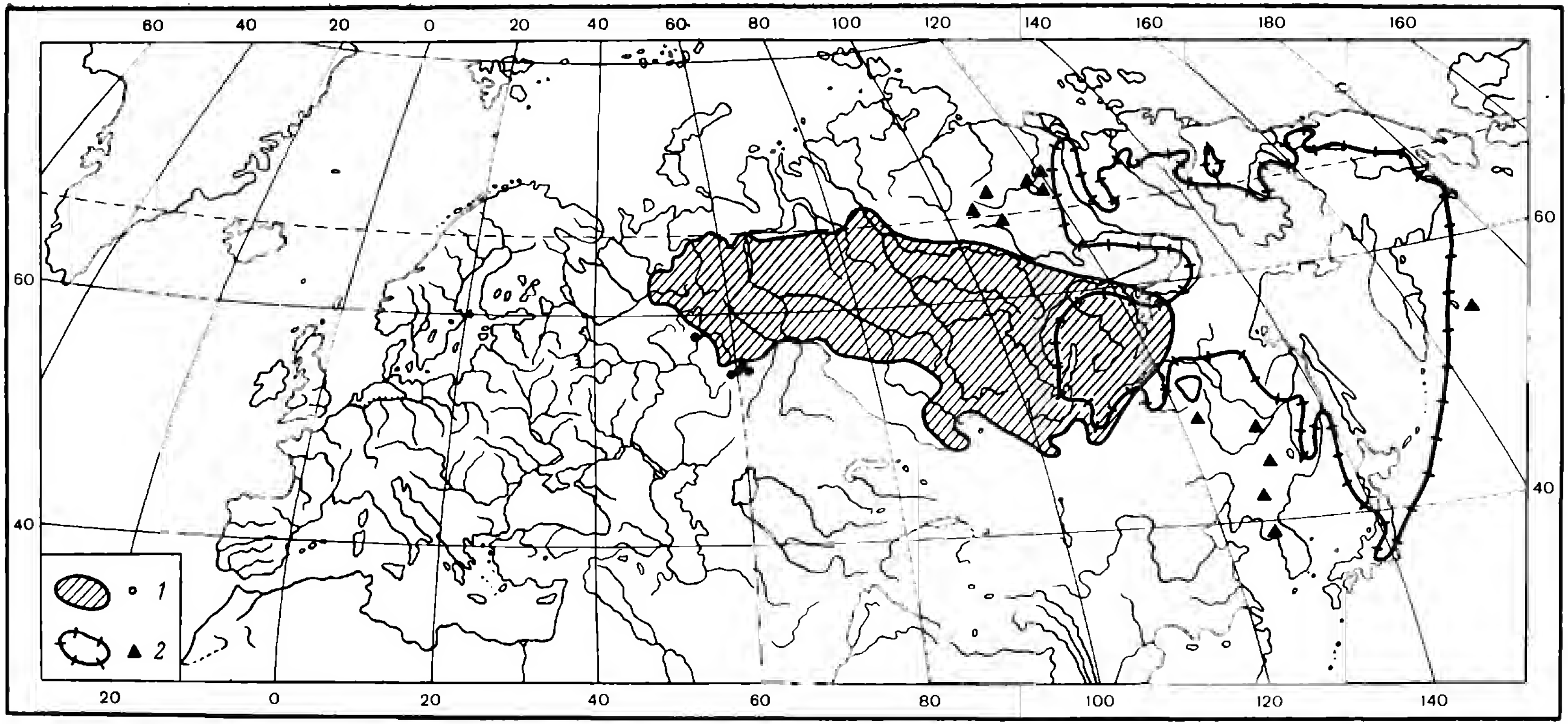


Рис. 2. Ареалы: *Pinus sibirica* (*1*) как пример урало-сибирских таежных (1.1) видов: *Pinus pumila* (*2*) как пример восточносибирско-даурских таежных и горных (1.2) видов (по: Danert et al., 1961; Физико-географический атлас мира, 1964; Meusel et al., 1965; Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1977).

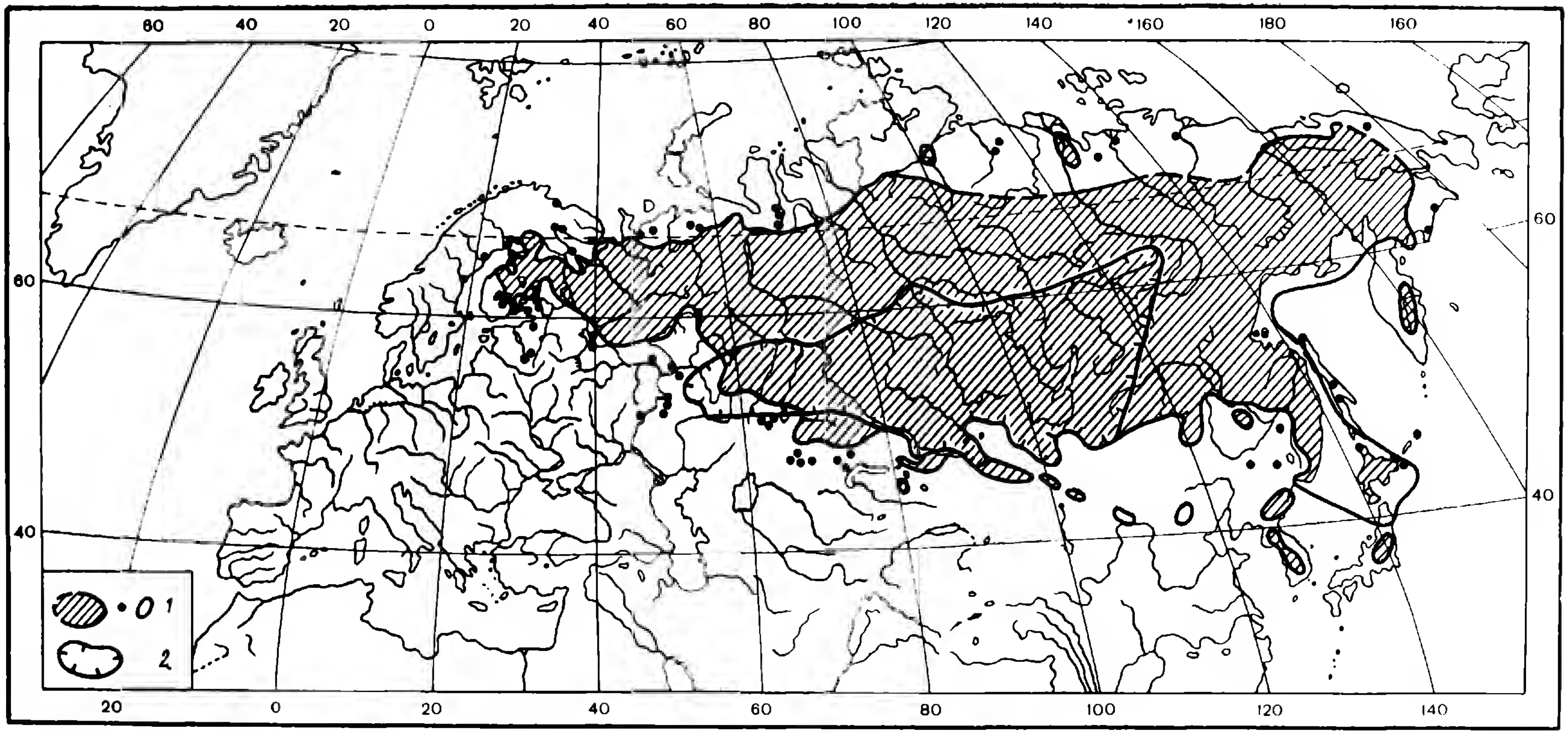


Рис. 3. Ареалы: *Rosa acicularis* (*1*) как пример широко распространенных (восточноевропейско-)сибирских таежных видов (1.3) (по: Hultén, 1970; Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1980); *Geranium pseudosibiricum* (*2*) как пример температно-суббореальных (восточноевропейско-)сибирских таежных и лесостепных видов (1.4) (по: Meusel et al., 1978).

Примечания к рис. 3—11: приблизительные границы ареалов обозначены прерывистой линией; местонахождения видов за границей основного ареала показаны внемасштабными знаками; незаштрихованные контуры означают неточно известные местонахождения видов.

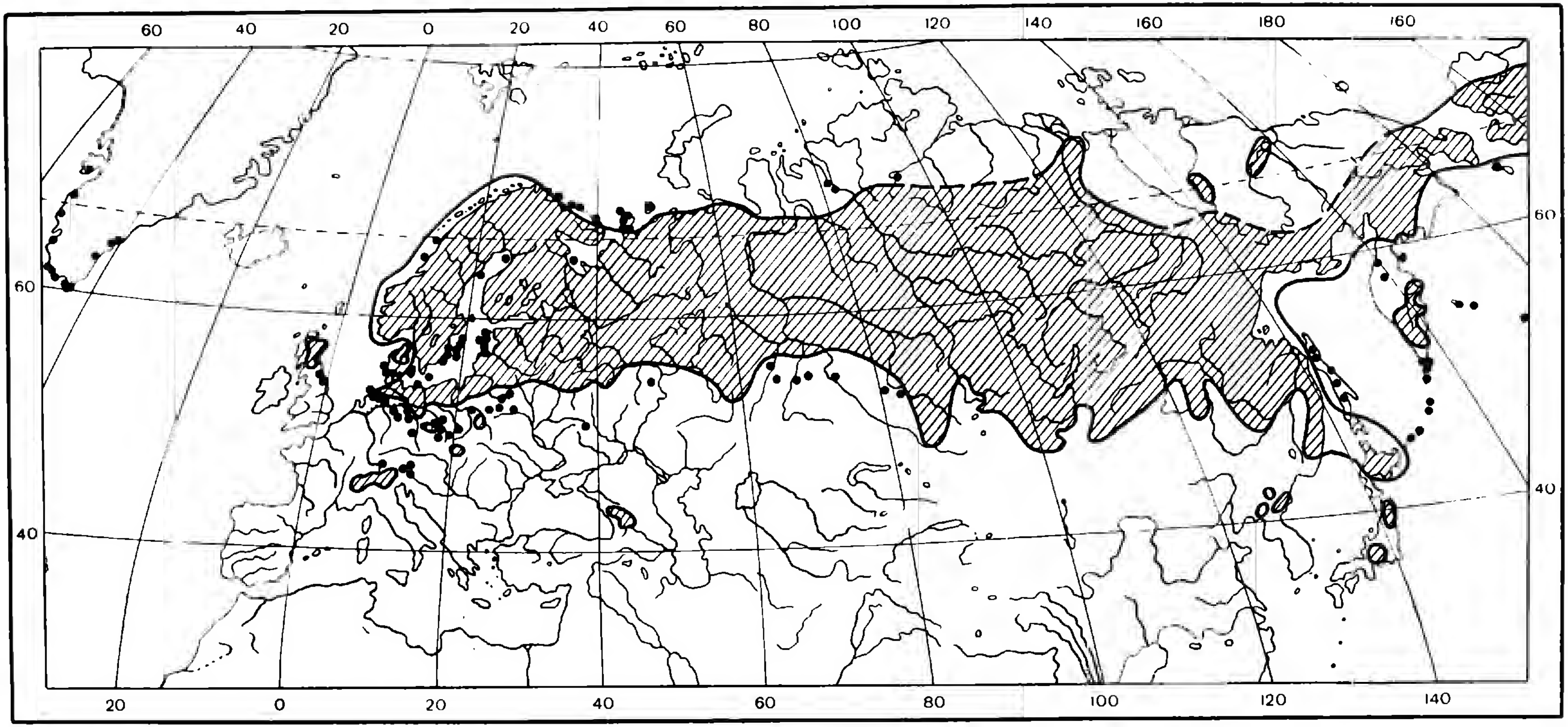


Рис. 4. Ареал *Linnaea borealis* как пример циркумбореальных субокеаническо-континентальных таежных и болотных видов (1.6) (по: Hultén, 1970; Meusel et al., 1965, и др.).

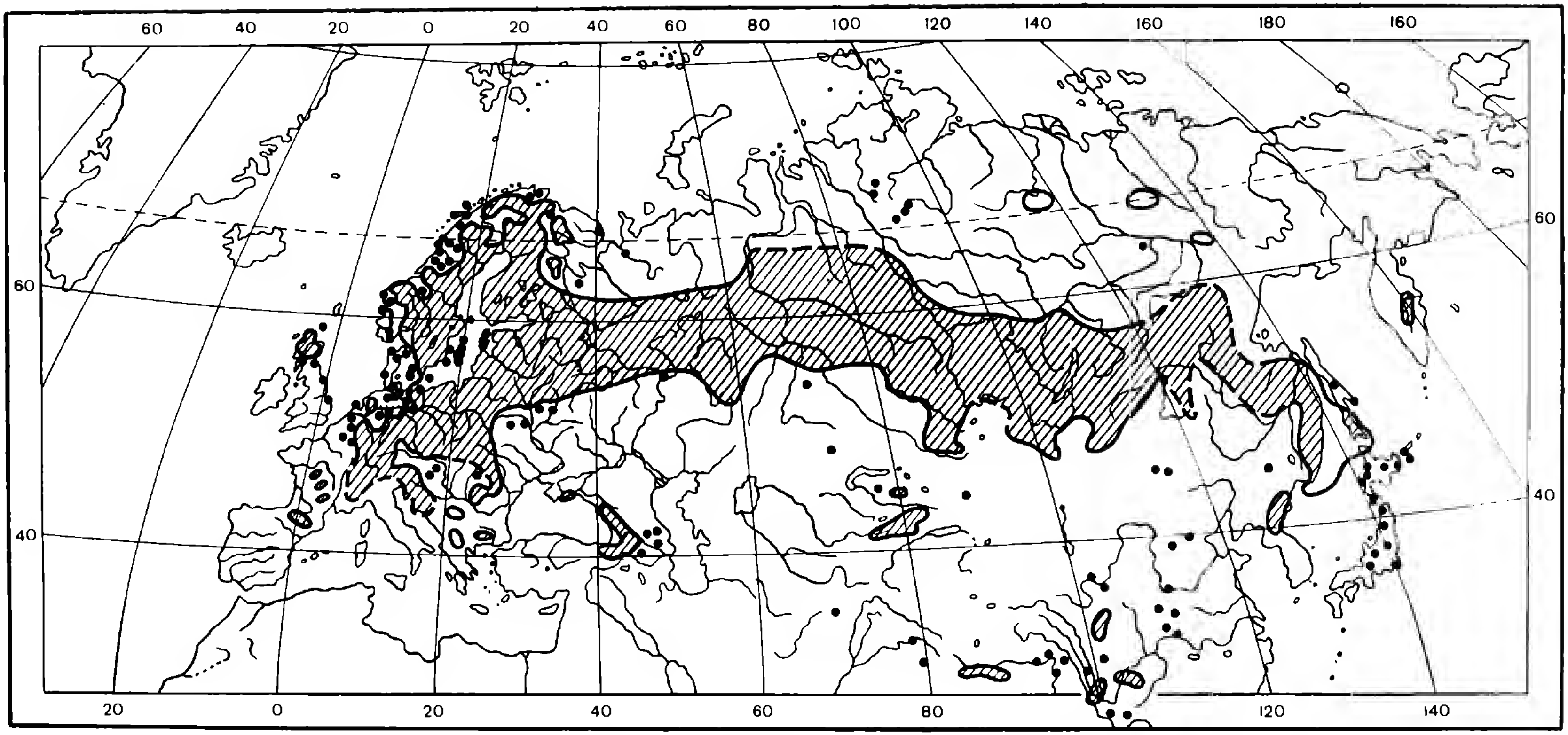


Рис. 5. Ареал *Goodyera repens* в Евразии как пример циркумбореально-температных субокеанических **южнотаежных** видов (1.7) (по: Hultén, 1962; Флора Центр. Сибири, 1979, и др.).

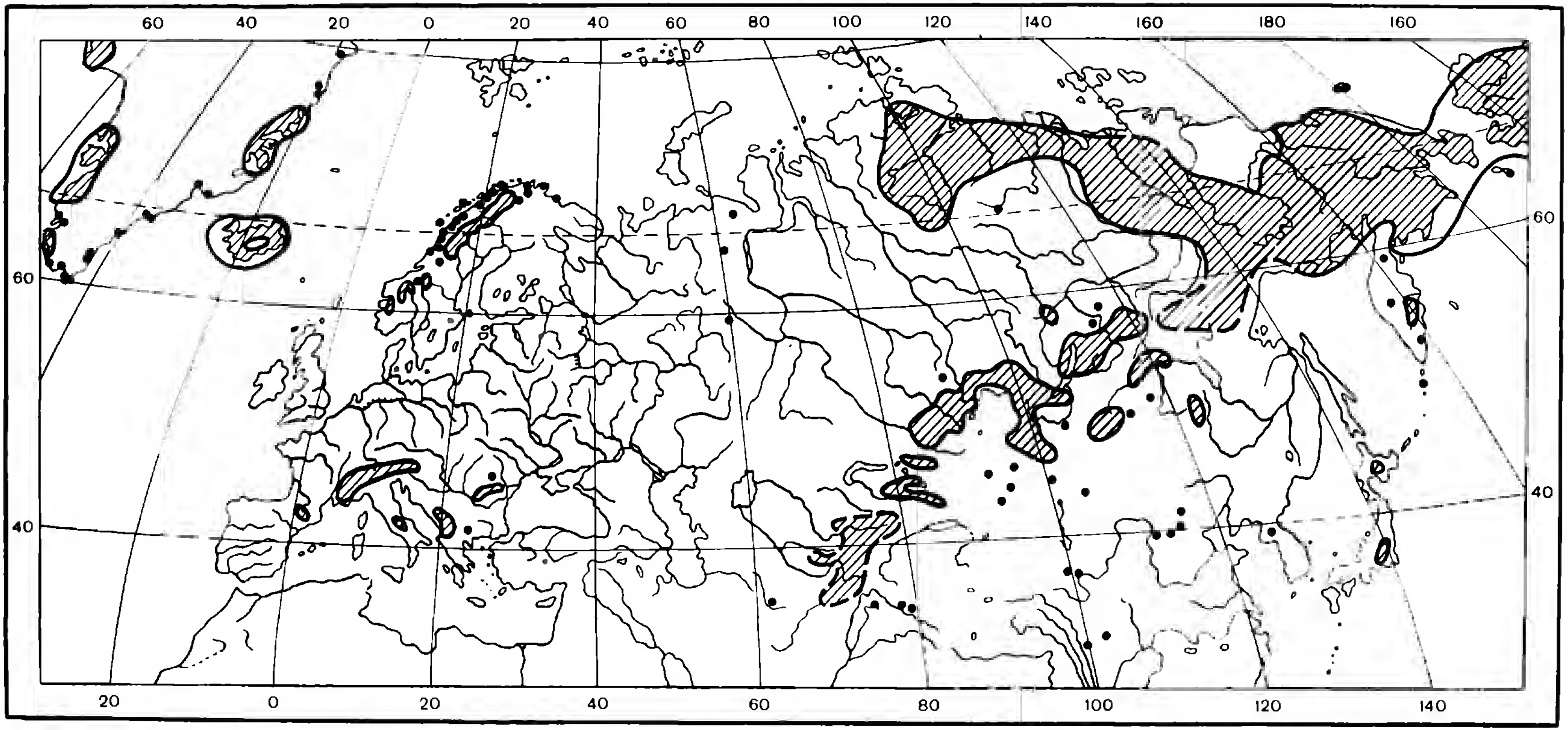


Рис. 6. Ареал *Kobresia myosuroides* как пример температно/альпийских и циркумарктических континентальных видов высокогорий и тундр (2.1) (по: Meusel et al., 1965; Hultén, 1962, и др.).

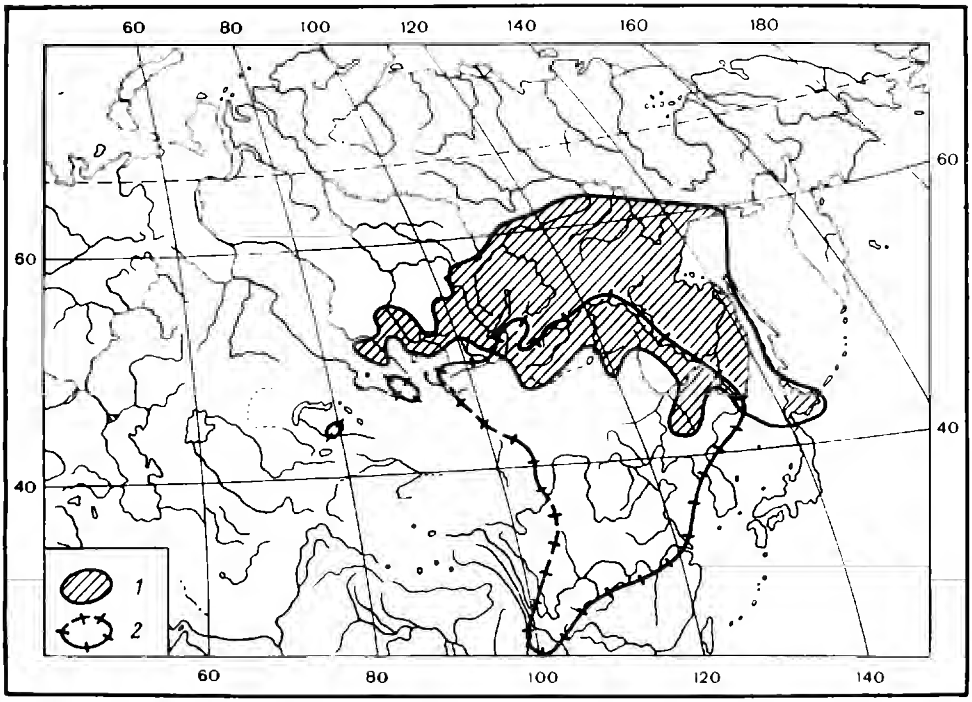


Рис. 7. Ареалы: *Rhododendron dauricum* (*1*) как пример маньчжурско-охотско-алтайских субокеанических лесных видов (3.1) (по: Schmidt, Alexandrova, 1982); *Ulmus pumila* (*2*) как пример восточноазиатско-монгольско-даурских видов редколесий (3.2) (по: Meusel et al., 1965; Ареалы деревьев и кустарников СССР, 1977; Флора Центр. Сибири, 1979, и др.).

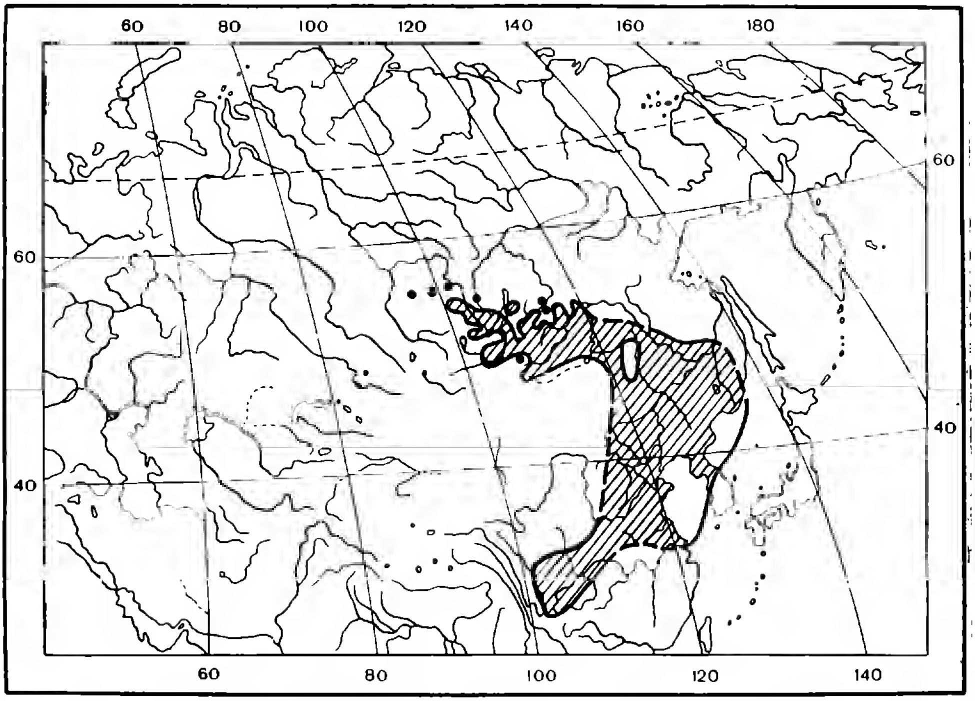


Рис. 8. Ареал *Hemerocallis minor* как пример восточноазиатско-даурско(-центральносибирских) субконтинентальных растений луговых степей (3.3), по данным ряда авторов.

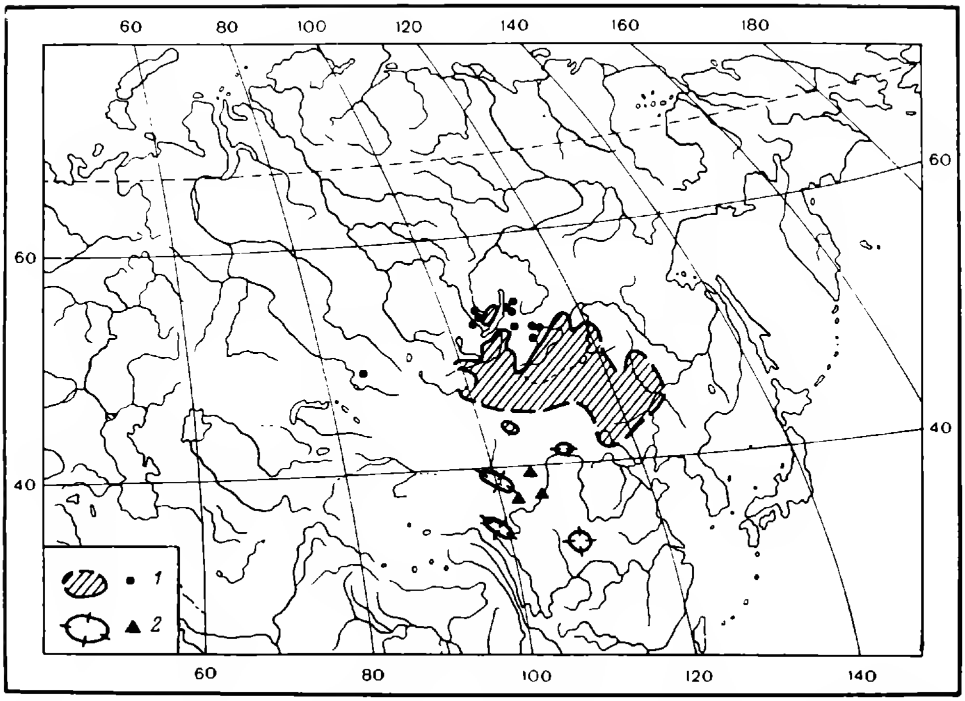


Рис. 9. Ареалы: *Cymbaria daurica* (*1*) как пример монгольско-даурских степных видов (4.1) (по данным ряда авторов); *Cymbaria mongolica* (*2*).

сов в условиях криоконтинентального климата. Он является руководящей «климато-морфологической формой» рельефа перегляциального периода (Richter et al., 1963).

Растительность гольцового пояса состоит из различных типов высокогорных тундр (Юнатов, 1950; Грубов, 1955), ботанико-географические особенности которых определяются присутствием температно/альпийских и циркумарктических континентальных элементов группы *Kobresia myosuroides* (2.1). Господство видов этой группы указывает на связь высокогорной флоры Хэнтея с континентальными гольцовыми флорами Восточной Сибири. Североконтинентальное влияние подтверждается и небольшим числом восточносибирско-даурских видов из группы *Pinus pumila* (1.2). Многочисленные алтайско-саянско-даурские высокогорные виды группы *Rhodiola quadrifida* (2.3) составляют специфический температно/альпийский элемент флоры Хэнтея, связывающий ее с трансбайкальскими, северомонгольскими, алтайско-саянскими горными флорами.

Связи со среднеазиатскими и центральноазиатскими горными флорами очень слабы и прослеживаются через ареалы некоторых широко распространенных таксонов.

Среднегорный пояс

Рельеф среднегорного пояса характеризуется древними гольцовыми террасами, покрытыми ныне темнохвойной тайгой. Господствующим сообществом здесь является хвойный лес (*Pinus sibirica*) с *Vaccinium vitis-idaea* в нижнем ярусе (рис. 12).

На высоте 2200 м кедровые леса сильно изреживаются и замещаются кустарниковыми зарослями (преимущественно из *Betula rotundifolia*) с мощным слоем мха, осоковыми болотами, кобрезиевниками и скальной растительностью.

Террасы покрыты обширными каменными потоками, на которых лес не может расти. По краю осыпей камней встречаются заросли кустарников (Spiraea media—Ribes altissimum) и заросли высокотравья (Cimicifuga foetida—Cacalia hastata), часто сочетающиеся с разреженными сообществами Dryopteris fragrans—Saxifraga spinulosa на щебнистых осыпях.

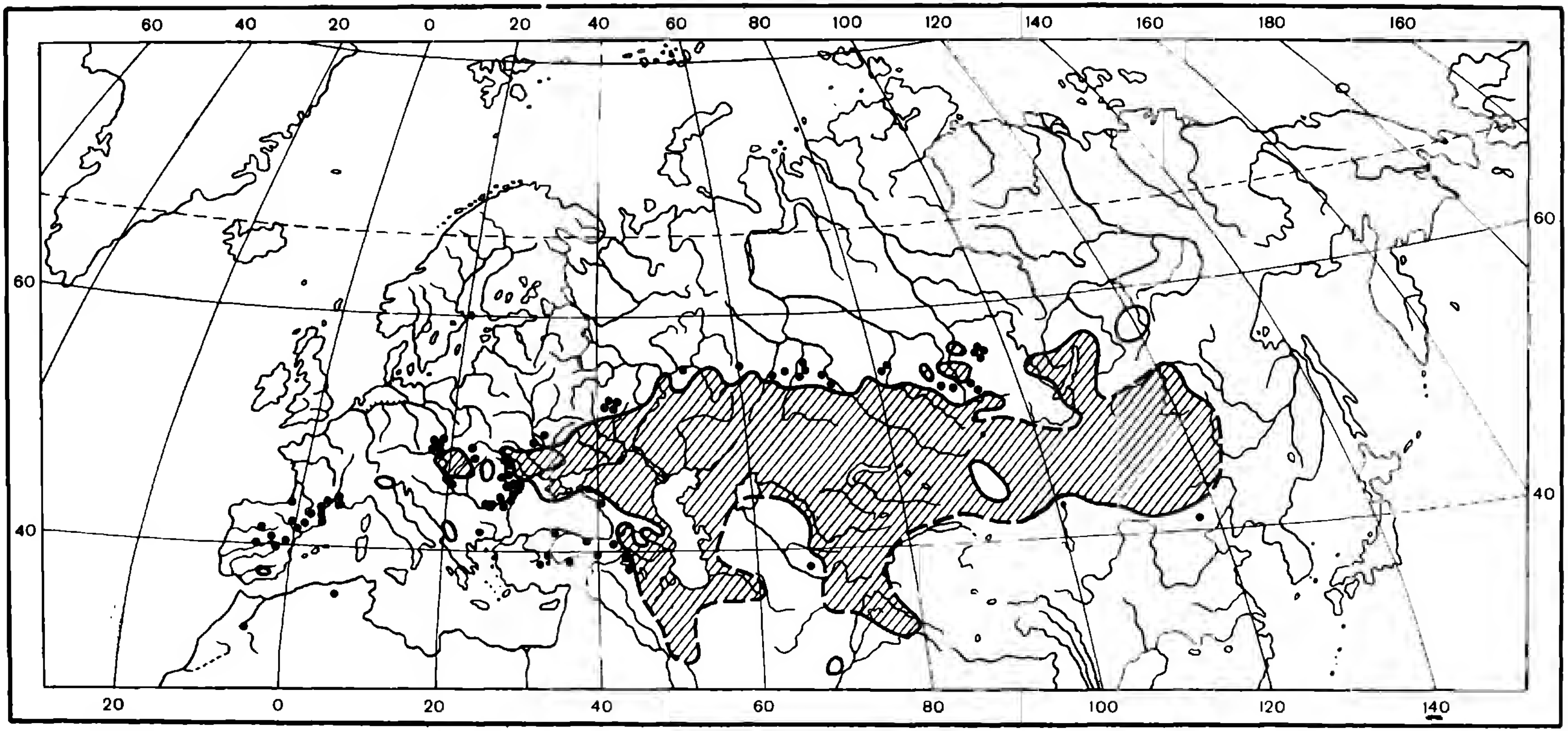


Рис. 10. Ареал *Kochia prostrata* как пример (восточноевропейско-) средне-центральноазиатских степных и пустынно-степных видов (4.3) (по: Schubert et al., 1981).

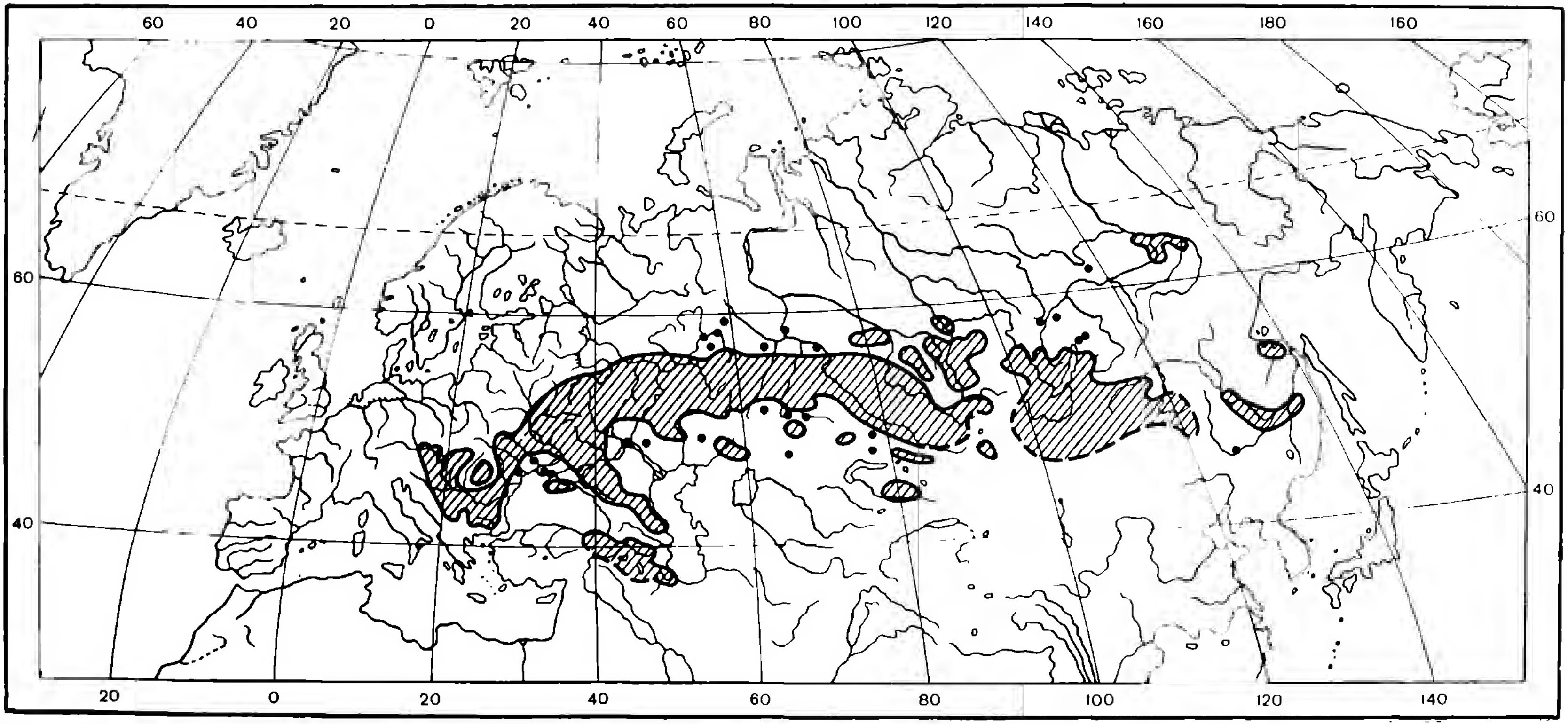


Рис. 11. Ареал *Phlomis tuberosa* как пример евразиатских субконтинентальных видов луговых степей (5.1) (по: Meusel et al., 1978; Носова, 1973).

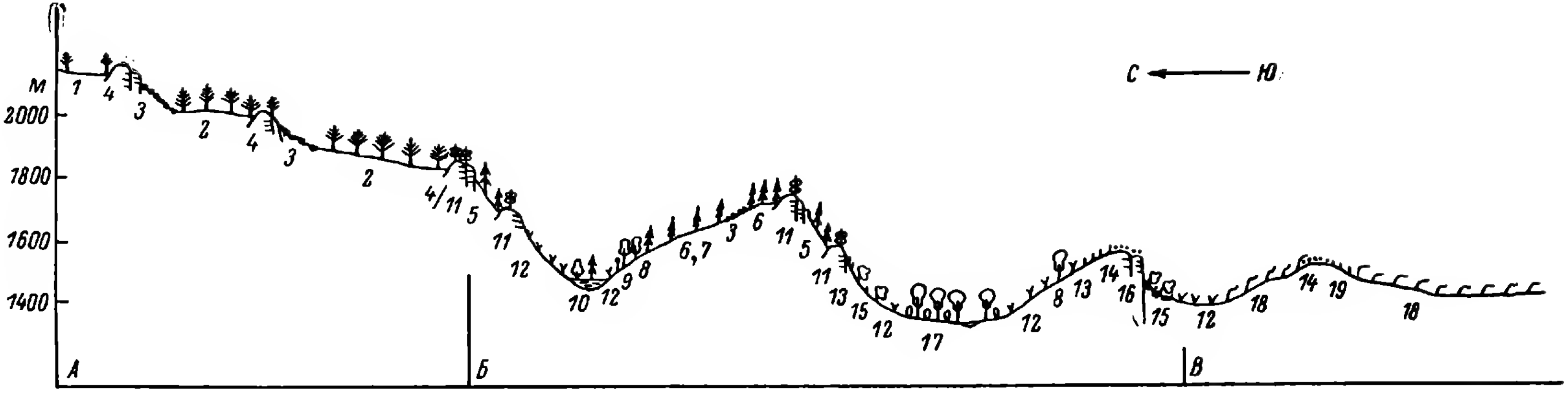


Рис. 12. Профиль на южной окраине Хэнтея.

А — среднегорный пояс: *1* — кедровый лес (*Pinus sibirica*), заросли березы круглолистной (*Betula rotundifolia*) — ерники с мощным покровом мха, кобрезиевники; *2* — кедровый лес (Vaccinium vitis-idaea—Pinus sibirica) на древних гольцовых террасах; *3* — каменистая осыпь, местами с кустарниками (*Spiraea hypericifolia*, *Ribes altissimum*), высокотравными сообществами (Cimicifuga foetida—Cacalia hastata) и сообщества Dryopteria fragrans—Saxifraga spinulosa на щебнистых местообитаниях; *4* — скалы-останцы с *Chrysosplenium sedakovii*. *Б* — низкогорный пояс: *5* — лиственничный лес (Rhododendron dauricum—Larix sibirica); *6* — то же (Anemone crinita—Larix sibirica); *7* — то же (Cacalia hastata—Larix sibirica); *8* — мелколиственный лес (Populus tremula—Betula platyphylla) с *Larix sibirica*; *9* — заросли высокотравья (Phlomis tuberosa—Epilobium angustifolium); *10* — вечномерзлые болота из *Betula fusca* с *Larix sibirica*; *11* — утесы с разреженным лесом из Pinus sibirica и наскальными сообществами (Stellaria dichotoma—Woodsia ilvensis); *12* — луговые степи (Hemerocallis minor—Helictotrichon schellianum); *13* — низкотравные степи (Arctogeron gramineum—Festuca lenensis) с *Stellera chamaejasme*; *14* — наскальная растительность (Orostachys spinosa—Chamaerhodos altaica); *15* — редколесье (Spiraea aquilegifolia—Ulmus pumila); *16* — наскальная растительность (Aquilegia viridiflora—Selaginella sanguinolenta); *17* — пойменный лес (Populus suaveolens) в сочетании с растительностью щебнистых местообитаний и зарослями кустарников (*Myricaria longifolia* и виды *Salix*). *В* — предгорья: *18* — степи (Artemisia adamsii—Stipa krylovii); *19* — низкотравные степи (Arctogeron gramineum—Festuca lenensis) с *Ptilotrichum canescens*.

Флористическим элементом, наиболее характерным для среднегорного пояса, являются урало-сибирские таежные виды группы *Pinus sibirica* (1.1), которые ограничены умеренно континентальной частью Евразии внутри более обширного ареала циркумбореальных родственных видов; в крайне континентальной Восточной Сибири они замещены родственными видами, в среднеевропейских горах — представлены викарирующими видами.

Кроме того, бореальный характер кедровых лесов определяется группой *Cacalia hastata* (1.3), состоящей из широко распространенных восточноевропейско-сибирских таежных видов, и группой *Linnaea borealis* (1.6), включающей циркумбореальные субокеанически-континентальные таежные и болотные виды. По каменистым осыпям и скалам-останцам в среднегорный пояс проникают некоторые высокогорные растения, хотя чаще здесь встречаются температно-арктические континентальные горные виды группы *Woodsia ilvensis* (2.2) и прежде всего алтайско-саянско-даурские виды группы *Ribes altissimum* (2.4), которые придают горно-таежному комплексу среднегорья свою специфику.

Низкогорный пояс

Низкогорный пояс как полоса непосредственного контакта лесов и степей характеризуется пестрой мозаикой растительного покрова и сочетанием различных флористических элементов. Господствующим типом растительных сообществ является светлохвойная тайга с доминированием *Larix sibirica*. На сухих крутых и выпуклых частях склонов растут лиственничные леса с *Rhododendron dauricum*, тогда как плато и менее крутые склоны покрыты на больших площадях лиственничными лесами с *Anemone crinita*. На сырых местообитаниях и в распадках встречаются лиственничные леса с высокотравьем (*Cacalia hastata*). В результате хозяйственной деятельности (рубка, пастьба) и пожаров эти лиственничники во многих местах сменились осиновыми (*Populus tremula*) и березовыми (*Betula platyphylla*) лесами; сохранились они нередко только небольшими участками на тенистых склонах.

Наряду с господствующими лиственничными и производными мелколиственными лесами в растительном покрове низкогорного пояса встречаются болота, скальные сообщества и сообщества осыпей, различные типы горных степей на крутых склонах южной экспозиции, а также заросли кустарников и пойменные леса в хорошо выраженных долинах рек.

Долины с вечномерзлыми грунтами заняты болотами с мощным покровом из гипновых и сфагновых мхов, с *Eriophorum latifolium*, осоками, кустарниками (виды рода *Salix*, *Betula fusca*) и отдельными группами деревьев лиственницы *Larix sibirica*. На скалистых склонах долин лиственничники местами сменяются редколесьями из *Larix sibirica*, *Pinus sibirica* и *P. sylvestris*, сочетающимися со скальной растительностью (Stellaria dichotoma—Woodsia ilvensis).

На относительно влажных местообитаниях с хорошо развитым почвенным покровом по пологим склонам долин господствуют богаторазнотравные луговые степи (Hemerocallis minor—Helictotrichon schellianum) — характерный тип сообществ в переходной полосе между лесом и степью по южной окраине Хэнтея. Часто участки степи непосредственно контактируют с лиственничными лесами. По своей природе степи тесно связаны с травяным покровом встречающихся здесь особых типов лиственничных лесов и распространены внутри ареала последних.

Крутые склоны большей частью южных экспозиций с малоразвитыми почвами заняты низкотравными степями (Arctogeron gramineum—Festuca lenensis), для которых характерны многочисленные подушковидные и розеточные растения. Выходы камней среди низкотравной степи заняты скальными группировками (Orostachys spinosa—Chamaerhodos altaica). Оба эти сообщества, так же как и луговые степи, значительно распространились в результате антропогенного воздействия. Естественной растительностью для многих таких местообитаний следует считать сообщества Ulmus pumila—Spiraea aquilegifolia, которые встречаются как реликтовые в сочетании со скальными группировками Aquilegia viridiflora—Selaginella sanguinolenta на щебнистых южных склонах в низкогорном поясе и проникают по сухим долинам далеко на юг в степную и пустынно-степную полосы.

Речные долины представляют собой пеструю и подвижную мозаику меандрирующих рукавов и стариц, а также различных сукцессионных стадий растительного покрова — от гравийных и галечниковых наносов, почти лишенных растительности, через пионерные группировки, заросли кустарников (*Myricaria longifolia*, *Salix schwerinii*, *S. ledebouriana*) до пойменных лесов из *Populus suaveolens* и *P. pilosa*. Какова же ботанико-географическая позиция различных типов растительности низкогорного пояса?

Леса из сибирской лиственницы, как и кедровые (*Pinus sibirica*), характеризуются темнохвойно-таежными видами группы *Pinus sibirica* (1.1), *Linnaea borealis* (1.6), широко распространенными восточноевропейскими (1.3). В этих лесах встречаются также виды, которые в континентальной Сибири ограничены умеренной зоной: как циркумбореально-темперaтные субокеанические южно-таежные виды группы *Goodyera repens* (1.7), так и темперaтно-суббореальные (восточноевропейско-сибирские) виды группы *Trifolium lupinaster* (1.4). Последние, особенно маньчжурско-охотско-алтайские субокеанические лесные виды группы *Rhododendron dauricum* (3.1), придают в основном бореальным лиственничным лесам низкогорного пояса специфический темперaтный характер, что отличает их от бореальных кедровых лесов среднегорного пояса.

Влияние восточноазиатской флоры, проявляющееся в лиственничных лесах в участии видов группы *Rhododendron dauricum*, очень отчетливо выражено и в соседствующих горных степях. В луговых степях (Hemerocallis minor—Helictotrichon schellianum) доминируют восточноазиатско-даурско-(центрально-сибирские) субконтинентальные лугово-степные виды из группы *Hemerocallis minor* (3.3). Благодаря их участию эти разнотравные луговые степи в полосе контакта леса и степи Даурской флористической провинции имеют уникальный характер и отличаются от настоящих (континентальных) монгольских степей.

Евразиатские субконтинентальные луговостепные (и лесные) виды группы *Geranium pratense* (5.1), проникающие до Даурии, имеют свой фитоценотический оптимум в луговых степях низкогорного пояса Хэнтея. Они связывают, хотя и не очень тесно, луговые степи евро-(западносибирской) лесостепной зоны с соответствующими луговыми степями переходной полосы Даурии.

Сообщества Spiraea aquilegifolia—Ulmus pumila также испытывают влияние восточноазиатских элементов. Кроме вышеназванных луговостепных растений (3.3), в них встречаются специфические виды из группы *Ulmus pumila* (3.2), являющиеся представителями восточноазиатских широколиственных лесов в монголо-даурской степной и лесостепной зонах. В этих сообществах отмечены и наиболее восточные находки евразиатских субконтинентальных («западных») элементов (5.1). Присутствие типично монгольских (монголо-даурских) степных видов (4.1) делает сообщества Spiraea aquilegifolia—Ulmus pumila переходными от субмеридиональных (темперaтных) субокеанических восточноазиатских широколиственных лесов к субмеридиональным континентальным центральноазиатским степям. Флористические связи этих сообществ с флорой северных темнохвойных лесов отсутствуют.

Низкотравные степи (Arctogeron gramineum—Festuca lenensis) также находятся под влиянием флоры восточноазиатско-даурских луговых степей, монгольских равнинных степей и в меньшей степени — западных флористических элементов.

Предгорья Хэнтея

На юге и юго-востоке с Хэнтеем граничат пологохолмистые равнины, покрытые степями. Эти степи представляют собой настоящие зональные типы сухих степей, сформированные дерновинными злаками *Stipa krylovii*, *Cleistogenes squarrosa*, *Poa attenuata*, *Agropyron cristatum*, *Koeleria cristata* с примесью таких видов разнотравья, как *Thermopsis lanceolata*, *Gymbaria daurica* и др. Для них характерно значительное участие много- и однолетних полыней (*Artemisia frigida*, *A. dracunculus*, *A. glauca*, *A. adamsii*). На скалистых склонах сопок встречаются участки низкотравной степи (Festuca lenensis—Arctogeron gramineum) и фрагменты наскальной растительности (Orostachys spinosa—Chamaerhodes altaica). На щебнистых склонах под скалами встречаются некоторые растения, характерные для кустарниковых редколесий (Spiraea aquilegifolia—Ulmus pumila). Ботанико-географическое положение этих зональных степей определяется наличием в них центральноазиатских степных и пустынностепных элементов. Преобладающие монгольские (дауро-монгольские) степные виды из группы *Cymbaria daurica* (4.1) четко отличают эти степи от европейско-западноказахстанских. Среди немногих общих видов следует назвать южносибирско-монголо-даурские степные растения из группы *Thermopsis lanceolata* (4.2) и особенно представителей группы *Kochia prostrata* (4.3), распространенных от степей Казахстана и Западной Сибири до Центральной Азии.

Мы очень благодарны З. В. Карамышевой и О. В. Ребристой за ценные советы при обсуждении статьи и большую помощь в редактировании русского текста.

ЛИТЕРАТУРА

Ареалы деревьев и кустарников СССР. Л.: Наука, 1977, т. 1. 164 с.; 1980, т. 2. 142 с. — *Грубов В. И.* Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 308 с. — *Носова Л. М.* Флоро-географический анализ северной степи европейской части СССР. М.: Изд-во Наука, 1973. 187 с. — *Физико-географический* атлас мира. М.: Изд-во АН СССР; ГУГК, 1964. 298 с. — *Флора* Центральной Сибири / Под ред. Л. И. Малышева, Г. А. Пешковой. Т. 2. Новосибирск: Наука, 1979. 1048 с. — *Юнатов А. А.* Основные черты растительного покрова МНР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 224 с. — *Danert S., Geier S., Hanelt P.* Vegetationskundliche Studien in Nordostchina und der Inneren Mongolei. — Feddes Repert., 1961, Beih. 139, S. 5—144. — *Hilbig W., Knapp H. D.* Vegetationsmosaik und Florenelemente an der Wald-Steppen-Grenze im Chentej-Gebirge (Mongolei). — Flora, 1983, Bd 174, Hf 1/2, S. 1—89. — *Hultén E.* The circumpolar plants. Stockholm etc, 1962, vol. 1. 275 p.; 1970, vol. 2. 463 p. — *Jäger E.* Die pflanzengeographische Ozeanitätsgliederung der Holarktis und die Ozeanitätsbindung der Pflanzenareale. — Feddes Repert., 1968, Bd 79, Hf 3—5, S. 157—335. — *Meusel H., Jäger E., Rauschert S., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropaischen Flora. Jena, 1978, Bd 2, Karten, S. 259—421. — *Meusel H., Jäger E., Weinert E.* Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena, 1965, Bd 1, Karten. 258 S. — *Richter H., Haase G., Barthel H.* Die Golezterrassen. — Peterm. Geoge. Mitt., 1963, Jg 107, Hf 3, S. 183—192. — *Schmidt P., Alexandrova M. S.* Die wildwachsenden *Rhododendron*-Arten der UdSSR. — In: Beiträge zur Gehölzkunde. 1981. S. l., 1982, S. 55—76. — *Schubert R., Jäger E. J., Mahn E. G.* Vergleichende geobotanische Untersuchungen in der Baschkirischen ASSR. 2. Teil: Xerotherme Gebüsche, Xerothermrasen, Ackerunkrautgesellschaften. — Wis. Z. Univ. Halle. Math.-Nat. R., 1981, Jg 30, S. 89—113.

Университет Галле,
ГДР.

Получено 19 V 1986.

УДК 581.524.3 : 581.524.444 : 581.543 (235.223)

Бот. журн., т. 72, № 9

В. И. Власенко

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПОДГОЛЬЦОВЫХ И СУБАЛЬПИЙСКИХ РЕДКОЛЕСИЙ ЗАПАДНОГО САЯНА

V. I. VLASENKO. THE STRUCTURE AND DYNAMICS OF SUBGOLTSY AND SUBALPINE WOODLANDS OF THE WESTERN SAYAN

В слабо затронутых антропогенным воздействием подгольцовых и субальпийских редколесьях Западного Саяна, характеризующихся сочетанием элементов лесного, лугового и горно-тундрового типов растительности, проведены фитоценологические, почвенные, микроклиматические и фенологические исследования. Выявлены структура и динамика редколесий, слагающих подгольцово-субальпийский пояс. Установлены два экогенетических (сукцессионных) ряда, характеризующие последовательную смену серий субальпийских редколесий (молодость, зрелость, старость дернового процесса) и смену серий подгольцовых редколесий (оторфовывание и отундровение почвы).

Целью данной работы было выявление типологического состава подгольцово-субальпийских редколесий, характерных для циклонических районов Западного Саяна, и установление общей тенденции их развития. Ряд исследователей растительного покрова влажных высокогорных районов Приполярного, Северного, Среднего Урала и Южной Сибири (Ревердатто, 1921; Игошина, 1952; Овеснов, 1952; Малышев, 1965; Крылов, Речан, 1968; Горчаковский, 1975; Красноборов, 1971, 1976, и др.) отмечают сочетание подгольцовых и субальпийских фитоценозов на одном гипсометрическом уровне.

Подгольцовые и субальпийские редколесья Западного Саяна совместно образуют самостоятельный пояс, занимающий пространство между верхней границей сомкнутых лесов и верхним пределом распространения деревьев. Основными признаками редколесий являются сомкнутость крон от 0.4 и ниже, V—Va класс бонитета, кустарниковая биоморфа пихты, неудовлетворительное возобновление древесных пород, присутствие характерных субальпийских и горно-тундровых видов в кустарниковом и травяно-кустарничковом покрове, горно-луговой тип почвообразования. В подгольцовых редколесьях сезонная мерзлота почвы определяет соэдификаторную роль кустарникового и мохово-лишайникового ярусов. В травяно-кустарничковом покрове широкое распространение получают низкорослые горно-тундровые психрофиты. В субальпийских редколесьях мощный снежный покров (до 2 м и более) предохраняет землю от промерзания, определяет короткий вегетационный период, способствует мощному развитию травянистых мезофитов, представленных видами лесного, лесолугового, субальпийского и альпийского разнотравья.

Эколого-фитоценотические особенности и общая тенденция развития редколесий подгольцово-субальпийского пояса раскрываются при использовании концепции экогенеза, разработанной В. Н. Смагиным (1980).

Низшей таксономической единицей экогенетической классификации является тип леса (синоним ассоциации), а в условиях подгольцово-субальпийского пояса, очевидно, будет тип редколесий. Группы и серии типов редколесий объединяются в экогенетические ряды, образующие высотно-поясной комплекс (ВПК). Каждый ВПК характеризуется климатом, определяющим специфический набор жизненных форм доминантов, детерминантов и фитоценотическую структуру, отражающую направление сукцессий. Для ВПК типов подгольцово-субальпийских редколесий характерны два преобладающих типа почвообразования.

Один из методов изучения общих тенденций развития биогеоценозов — анализ их структурных единиц, синузий (синоним микроценозов А. А. Корчагина (1976)). Смагин выделяет следующие типы синузии: эдификаторная — фоновая, отражающая соответствие биоценоза экотопу; остаточная, характеризующая прошлое данного биоценоза; деструкторная, свидетельствующая о будущем данного биоценоза. Последние 2 типа синузий занимают небольшие площади. Зная прошлое растительного покрова и общую тенденцию его развития на основании почвенных, палинологических исследований и анализа сезонного развития растительных сообществ, мы можем судить, является синузия деструкторной или остаточной. Название ассоциаций (типов редколесий) дано мною по фоновому микроценозу.

Смена во времени одной природной зоны, высотно-растительного пояса другими возможна только при длительных изменениях макроклимата — чередовании значительных потеплений и похолоданий, длящихся тысячелетиями (Шнитников, 1957; Хотинский, 1977, и др.), что и определяет общую продолжительность сукцессий в данной природной зоне и высотно-растительном поясе.

Согласно исследованиям (почвенным — А. А. Дьяконовой (1972) и палинологическим — Л. Н. Савиной (1976)), современные биогеоценозы подгольцово-субальпийского пояса Западного Саяна возникли в последние тысячелетия на месте горных темнохвойных лесов.

Гидротермические условия субальпийского пояса, по мнению А. П. Шенникова (1941), Н. К. Магакьяна (1947), К. Н. Игошиной (1952), И. И. Тумаджанова (1980) и других, благоприятствуют развитию дернового процесса, по В. Р. Вильямсу (1939). Этот процесс может привести к смене лугов и субальпийских редколесий психрофильной растительностью высокогорного тундрового типа.

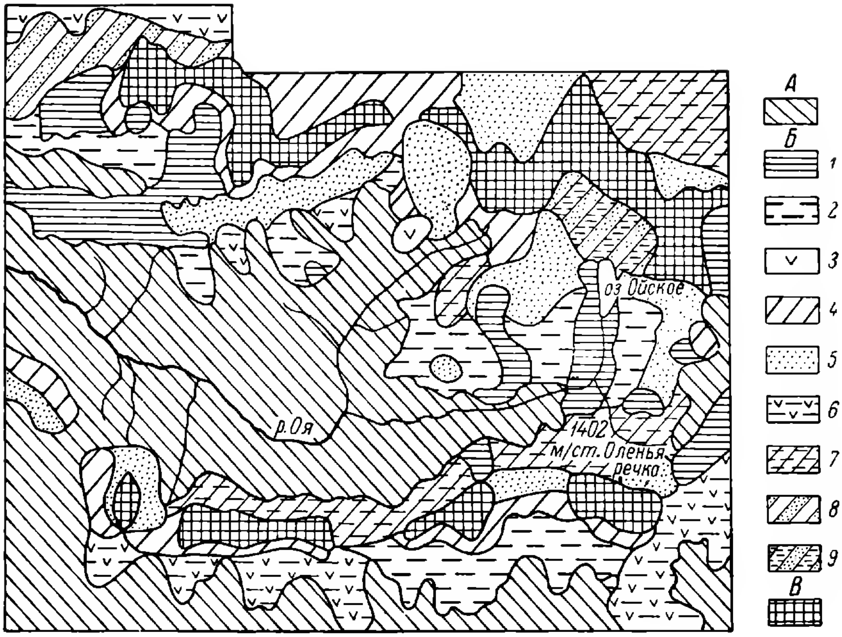


Рис. 1. Схема распределения высокогорной растительности верховьев р. Ои.

А — пояс темнохвойных таежных лесов (ниже 1400 м над ур. м.), *Б* — подгольцово-субальпийский пояс (1400—1700 м над ур. м.). *1* — редколесья с признаками пастбищной дигрессии. Серии ассоциаций коренных типов редколесий: *2* — крупнотравная, *3* — гераниево-мятликовая, *4* — мохово-злаково-низкотравная, *5* — чернично-мшистая. Комплексы ассоциаций: *6* — крупнотравной и гераниево-мятликовой, *7* — крупнотравной и мохово-злаково-низкотравной, *8* — мохово-злаково-низкотравной и чернично-мшистой, *9* — крупнотравной, мохово-злаково-низкотравной и чернично-мшистой. *В* — пояс горных тундр (1700—1850 м над ур. м.).

По типу высотной поясности район исследования отнесен Д. И. Назимовой (1969, 1975) к Джебашско-Амыльскому округу Алтае-Саянской горной лесорастительной провинции. В этом округе по данным маршрутных исследований нами выделен ключевой участок в районе Оленьей речки площадью около 330 км^2, на котором проявляются основные особенности пространственного распределения серий коренных ассоциаций (типов редколесий) циклонических районов Западного Саяна — крупнотравной, гераниево-мятликовой, мохово-злаково-низкотравной и чернично-мшистой (рис. 1).

Маршруты по Западному Саяну, Алтаю, Хамар-Дабану, а также анализ планов лесоустройства, карт и литературных источников (Тюлина, 1948; Епова, 1960; Куминова, 1960, 1976; Назимова, 1963, 1969, 1975; Смирнов, 1970; Маскаев, 1976; Типы лесов гор Южной Сибири, 1980, и др.) позволили определить распространение этих серий ассоциаций в горах Южной Сибири.

Серия крупнотравных ассоциаций является фоновой в нижней части подгольцово-субальпийского пояса (1400—1580 м над ур. м.) и занимает 30 % территории ключевого участка. Она представлена следующими ассоциациями: субальпийское редколесье из кедра и пихты мятликово-чемерицевое (Pinus sibirica+Abies sibirica—Veratrum lobelianum—Poa sibirica); субальпийское редколесье из пихты мятликово-борцово-соесюрейное (Abies sibirica—Saussurea latifolia+Aconitum sajanense—Poa sibirica); субальпийское редколесье из кедра и пихты крупнотравное (Pinus sibirica+Abies sibirica—Aconitum sajanense+Saussurea latifolia+Euphorbia pilosa); субальпийское редколесье из кедра и пихты крупнотравно-гераниевое (Pinus sibirica+Abies sibirica—Geranium albiflorum—Veratrum lobelianum+Aconitum sajanense).

Кроме них, в данную серию ассоциаций входят субальпийские редколесья из пихты: кустарниково-крупнотравное (с *Alnus fruticosa*, *Salix glauca*, *S. vestita*, *Betula rotundifolia*), крупнотравно-папоротниковое (с *Diphasiastrum alpinum*).

Под фоновыми (эдификаторными) микроценозами редколесий этой серии формируются лесолуговые субальпийские почвы.[1] Содержание гумуса в верхних органоминеральных горизонтах равно 9.0—15.7 %, в нижних — 1.8 %. Для верхних горизонтов почвы характерна слабокислая реакция (6.0—6.2). В составе поглощенных оснований преобладает кальций.

Старые пни среди широких луговин, следы оподзоливания почвы на полянах, неудовлетворительное возобновление кедра и пихты (менее 1000 экз. на га), мощно развитый травяной покров под пологом редколесий в эдификаторных микроценозах свидетельствуют о лесном прошлом данной территории и о развитии в современных гидротермических условиях начальных этапов лугового процесса (молодости луга).

Небольшие площади таежных микроценозов на горных лесолуговых оподзоленных субальпийских почвах являются остаточными, а микроценозы разнотравно-гераниевые на горных луговых дерновых перегнойных субальпийских почвах — деструкторными.

Эта серия ассоциаций занимает большие площади в Северном Алтае, северо-западной части Восточного Саяна, по северным склонам хребта Хамар-Дабан и незначительные (по долинам рек и вокруг озер) на Саянском и Араданском хребтах.

Серия гераниево-мятликовых ассоциаций распространена незначительно (5 % территории ключевого участка) по склонам всех экспозиций на высоте 1500—1650 м над ур. м. и представлена следующими ассоциациями: субальпийское редколесье из кедра и пихты гераниево-мятликовое (Pinus sibirica+Abies sibirica—Poa sibirica+Geranium albiflorum); субальпийское редколесье из кедра и пихты борцово-злаковое (Pinus sibirica+Abies sibirica—Poa sibirica—Anthoxanthum alpinum—Aconitum sajanense); субальпийское редколесье из кедра и пихты разнотравно-мятликовое (Pinus sibirica+Abies sibirica—Poa sibirica+Geranium albiflorum+Trollius asiaticus+Ranunculus grandifolius).

Под фоновыми микроценозами этой серии редколесий формируются горные луговые дерновые субальпийские почвы. Они характеризуются еще более высоким содержанием гумуса в органо-аккумулятивных горизонтах (15—19 %), реакция почвы слабокислая, среди поглощенных оснований преобладает кальций.

На полянах отсутствуют следы отмерших деревьев и подрост древесных пород. Данная серия ассоциаций характеризует зрелость луга.

Серия мохово-злаково-низкотравных ассоциаций распространена по склонам всех экспозиций на высоте 1500—1700 м над ур. м., занимает 30 % территории ключевого участка и представлена субальпийским редколесьем из пихты зеленомошно-низкотравно-вейниковым (Abies sibirica—Calamagrostis obtusata+Poa sibirica+Polygonum bistorta+Geranium albiflorum—Carex iljinii+Viola biflora—Pleurozium); подгольцовым редколесьем из пихты и кедра чернично-злаково-мшистым (Abies sibirica+Pinus sibirica—Polytrichum commune+Pleurozium schreberi—Anthoxanthum alpinum—Poa sibirica—Vaccinium myrtillus); субальпийским редколесьем из пихты и кедра зеленомошно-чернично-низкотравным (Abies sibirica+Pinus sibirica—Dracocephalum altaiense+Trollius asiaticus+Anemone crinita+Veronica densiflora—Vaccinium myrtillus—Hylocomium pyrenaicum+Pleurozium schreberi).

Под фоновыми микроценозами этой серии типов редколесий на склонах световых экспозиций формируются горные лесолуговые слабодерновые субальпийские почвы, а на северных — горные перегнойные. Фрагментарно в чернично-мятликовых (остаточных) микроценозах встречаются горные лесолуговые дерновые субальпийские почвы. В переходной полосе от редколесий к горной тундре под чернично-злаково-мшистыми (деструкторными) микроценозами формируются горные перегнойные почвы. Последние характеризуются высоким содержанием гумуса в органоминеральных горизонтах (11—20 %), в нижних минеральных горизонтах (4—5 %); pH кислая и сильнокислая. Среди поглощенных оснований преобладает водород при невысоком содержании кальция и магния.

---

[1] Почвенные исследования проведены Ю. Н. Краснощековым. По механическому составу почвы под подгольцово-субальпийскими редколесьями хрящевато-суглинистые.

Данная серия является связывающим звеном двух сукцессионных рядов развития подгольцово-субальпийских редколесий — она знаменует старость дернового процесса в гераниево-мятликовом ряду олуговения почв и начальный этап их оторфовывания.

Типы редколесий этой серии представлены небольшими площадями по западным склонам Кузнецкого Алатау, довольно часто встречаются на хребтах Карлыган, Сальджур, Саянский, Араданский, по Северному Алтаю.

Серия чернично-мшистых ассоциаций распространена на 34 % исследуемой территории по гривам, а также в верхней части западных и восточных склонов на высоте 1550—1670 м над ур. м. В ассоциациях этой серии наиболее ярко выражена комплексность элементов лугового, лесного и горно-тундрового типов растительности. Серия ассоциаций представлена субальпийско-подгольцовым редколесьем из кедра и пихты злаково-зеленомошным (Pinus sibirica+Abies sibirica—Pleurozium schreberi+Hylocomium pyrenaicum—Poa sibirica+Calamagrostis obtusata); подгольцовым редколесьем из кедра и пихты крупнотравно-злаково-мшистым (Pinus sibirica+Abies sibirica—Polytrichum sp.+Pleurozium schreberi—Anthoxanthum alpinum—Calamagrostis langsdorfii—Veratrum lobelianum+Aconitum septentrionale); подгольцовым редколесьем из кедра и пихты кустарниково-мшистым (Pinus sibirica+Abies sibirica—Polytrichum sp.+Hylocomium pyrenaicum—Betula rotundifolia+Rhododendron aureum).

Для этой серии ассоциаций характерен наиболее сложный почвенный покров. Здесь распространены горные луговые субальпийские, горные лесолуговые оподзоленные субальпийские, горные лесолуговые торфянистые слабоподзолистые, горные луговые торфянисто-перегнойные и торфянистые почвы.

В горных лесолуговых оподзоленных почвах содержание гумуса в верхних горизонтах снижается по сравнению с лесолуговыми дерновыми до 8 %, в нижних минеральных — до 5.5—5.0 %; pH кислая, причем наиболее кислой является оподзоленная часть профиля (pH водной вытяжки =4.7—4.9).

Горные лесолуговые торфянистые почвы приурочены к куртинам деревьев. В морфологическом облике почв отмечены особенности таежного почвообразования, с некоторыми чертами лугового. В первую очередь это относится к органогенному горизонту, имеющему хорошую минерализацию гумуса.

Горные торфянисто-перегнойные почвы формируются под микроценозами луговой тундры. Они отличаются от торфянистых почв меньшим накоплением органического вещества и большей степенью его гумификации.

Все микроценозы субальпийско-подгольцового редколесья из кедра и пихты злаково-зеленомошного (пробная площадь 4) сравнивались друг с другом по относительной встречаемости и обилию видов по методу Г. А. Глизона (Василевич, 1969). При этом были выделены 3 группы микроценозов: 1) мятликово-борцового субальпийского луга на горной дерновой субальпийской почве, 2) субальпийско-подгольцового чернично-злаково-зеленомошного редколесья на почвах разной степени оторфованности, 3) случайная группа (Власенко, 1978).

Для определения влияния экотопических факторов на пространственное размещение микроценозов в подгольцово-субальпийских редколесьях на этой пробной площади была проведена съемка нанорельефа; измерялась глубина снежного покрова и картировалось его разрушение; в течение двух вегетационных сезонов измерялась температура почвы; были закартированы древостой, структурные элементы напочвенного покрова. Выяснилось, что пространственное размещение микроценозов в редколесьях коррелирует с температурой деятельного горизонта почвы, обусловленной абиотическими и биотическими факторами, среди которых выделить ведущий практически невозможно. Это позволяет нам, придерживаясь мнения Б. Н. Норина (1962), называть фитоценозы такого типа комплексными.

В подгольцово-субальпийских редколесьях из кедра и пихты V—Va класса бонитета запасы древесины колеблются от 40 до 130 м^3 на га. Наименьшие за-

ТАБЛИЦА 1

Изменения таксационных показателей древостоя

Серия ассоциаций	Порода	Возраст, лет	Средний диаметр, см	Средняя высота, м
Крупнотравная	Кедр	400	62—92	19—20
	Пихта	110	11—32	9.5—13.6
Чернично-мшистая	Кедр	220—400	43—72	15.5
	Пихта	75	6—9	5—8

пасы древесины — на северном и восточном склонах, наибольшие — на западном и южном.

От крупнотравной к чернично-мшистой серии ассоциаций снижаются таксационные показатели древостоя (таблица 1).

В подгольцово-субальпийских редколесьях возобновление древесных пород неудовлетворительное, представлено преимущественно пихтой (10П+К) вегетативного происхождения. У пихтового подроста в серии крупнотравных ассоциаций (500 экз. на 1 га) крона слабо развита, но вершины не усыхают. В серии чернично-мшистых ассоциаций (более 2000 экз. на га) у подроста вершины сухие или начинают сохнуть. Очевидно, верхушечные почки и молодые побеги пихты в верхней части пояса обмерзают и подвергаются снежной коррозии, что способствует вегетативному возобновлению пихты и образованию ее кустарниковой биоморфы.

Для выявления взаимоотношений между элементами лесного, лугового и горно-тундрового типов растительности в подгольцово-субальпийском поясе был проведен учет древостоя, подроста и нижних ярусов на двух пробных площадях через 7 и 16 лет.

На одной пробной площади из 246 живых деревьев осталось 236, на другой — из 379 осталось 303, а число подроста сократилось на 166 стволиков. На месте вывалившихся и засохших деревьев образовались окна, где разрастаются субальпийские многолетники. По северным опушкам увеличилась в размерах синузия мхов.

Проведенные исследования показали, что в современных гидротермических условиях подгольцово-субальпийского пояса происходит изреживание древесных пород и сохраняется подвижное равновесие между синузиями субальпийских многолетников и мхов.

При изучении соотношения различных эколого-ценотических групп травяно-кустарничкового покрова в сериях ассоциаций использовалась величина фитоценотического индекса (произведение обилия каждого вида на его постоянство), высчитанного по методике Т. Н. Буториной (1963). При этом выяснилось, что в травяно-кустарничковом покрове эдификаторных микроценозов крупнотравной, гераниево-мятликовой и мохово-злаково-низкотравной серий ассоциаций господствуют горно-тундровые и субальпийские многолетники (рис. 2), определяющие развитие дернового процесса и препятствующие возобновлению древесных пород, что обусловливает устойчивость элементов лугового типа растительности в данном поясе.

В то же время в эдификаторных микроценозах чернично-мшистой и деструкторных микроценозах мохово-злаково-низкотравной серий ассоциаций разрастаются мхи, определяющие оторфовывание и отундровение почв в подгольцово-субальпийском поясе, способствующие укоренению нижних веток пихты, распространению зарослей березки круглолистной (*Betula rotundifolia*), кашкары (*Rhododendron aureum*) и низкорослых горно-тундровых психрофитов в травяном покрове.

Таким образом, взаимодействие элементов лесного, лугового и горно-тундрового типов растительности обусловливает их единство и подвижное равновесие в подгольцово-субальпийском поясе.

Для каждого растительного сообщества характерен свой ход сезонных изменений, который определяется влиянием исторического прошлого и современных условий существования. R. Scharffeter (1922), Т. А. Работнов (1945) и

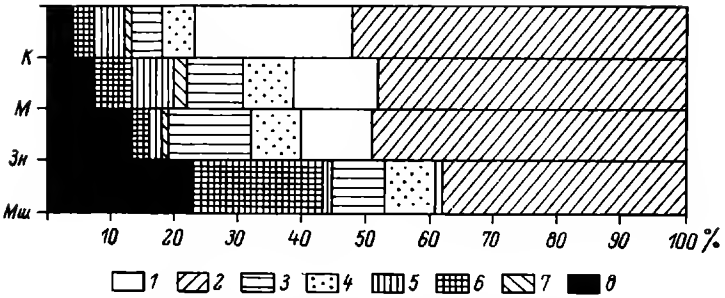


Рис. 2. Соотношение роли экоценотических групп видов травяно-кустарничкового покрова в сериях ассоциаций подгольцово-субальпийского пояса.

Серии ассоциаций: *К* — крупнотравная, *М* — гераниево-мятликовая, *Зн* — мохово-злаково-низкотравная, *Мш* — чернично-мшистая. Экогенетические группы видов: *1* — луговая, *2* — альпийская и субальпийская, *3* — лесолуговая, *4* — приручейная, *5* — лесного крупнотравья, *6* — лесного разнотравья, *7* — эфемероидов, *8* — таежных видов.

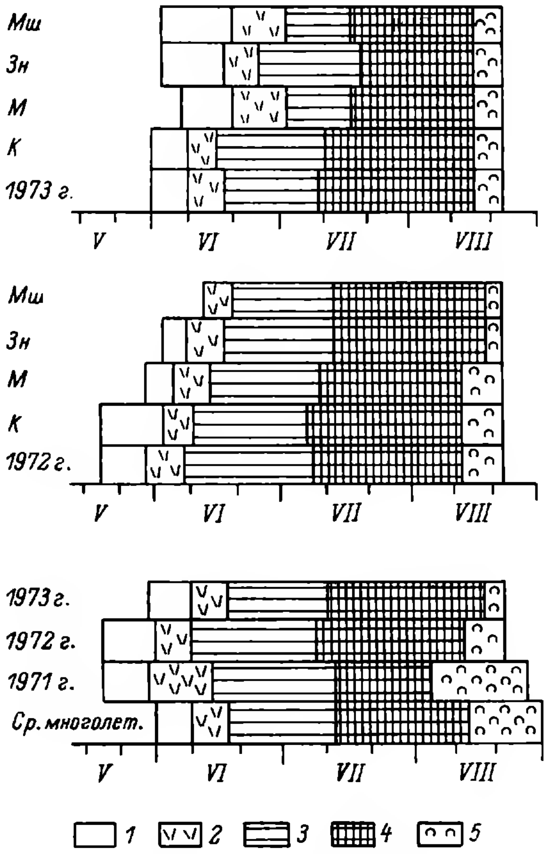


Рис. 3. Фенопериоды вегетационного сезона в сериях ассоциаций подгольцово-субальпийского пояса.

Обозначения серий ассоциаций те же, что на рис. 2. Феноэтапы вегетационного периода: *1* — начальная вегетация, *2* — зеленая весна, *3* — предлетье, *4* — лето, *5* — золотая осень.

ТАБЛИЦА 2

Фенологические периоды вегетационного сезона в подгольцово-субальпийском поясе Западного Саяна

Фенологический критерий	Среднесуточная температура, °С	Средняя дата перехода температуры через определенные рубежи	Средняя продолжительность этапа, дн
Начальная вегетация			
Зацветание *Caltha palustris*	Выше +6	29 V	11
Зеленая весна			
Зацветание *Primula pallasii*	Выше +8	9 VI	9
Предлетье			
Зацветание *Trollius asiaticus*	Выше +10	19 VI	25
Лето			
Зацветание *Aconitum sajanense*	Выше +15	13 VII	30
Золотая осень			
Осенняя окраска листвы у летних видов	Ниже +10	13 VIII	17
Глубокая осень			
Полное отмирание трав	Ниже +7—+9	30 VIII	

А. А. Уранов (1960) установили, что растения, проходящие полный жизненный цикл развития, можно считать возникшими в подобных климатических условиях. Растения, не успевающие пройти полный жизненный цикл, вероятно, происходят из другой климатической области. В связи с основной целью исследования мы в течение трех вегетационных периодов изучали особенности сезонной динамики растительности в биогеоценозах подгольцово-субальпийского пояса по методикам Ю. А. Щербиновского (1954), И. Н. Елагина (1961), В. А. Батманова с соавторами (1967). В основу выделения этапов вегетации, предложенных Т. Н. Буториной (1979), мною положены температурные и фенологические критерии (табл. 2). При этом использованы многолетние (1926—1960) метеорологические данные метеостанции Оленья речка (Справочник по климату СССР, 1967, 1969) и собственные микроклиматические наблюдения, ежедневно проводимые нами по методике Б. П. Кароль (1959) в течение трех вегетационных сезонов на 12 станциях. В ходе выделения этапов вегетации микроклиматические показатели приводили к средним многолетним.

Из-за многоснежности и суровости климата (средняя температура января —19.5, июля — +12.3 °С, сумма температур выше +10 °С составляет 700°, годовое количество осадков 1515 мм) процессы вегетации в подгольцово-субальпийском поясе начинаются устойчивым переходом температур выше +6 (по данным Буториной, 1979, в горной тайге — при +3 °С) и заканчиваются устойчивым переходом суточных температур ниже +7— +9 °С (в горной тайге при +8 °С). Вследствие этого вегетационный период в подгольцово-субальпийском поясе на 1.5 мес короче по сравнению с поясом горной тайги.

Все этапы вегетации в подгольцово-субальпийских редколесьях начинаются в такой последовательности: крупнотравная → гераниево-мятликовая → мохово-злаково-низкотравная → чернично-мшистая серия ассоциаций (рис. 3).

В этом же направлении понижается температура почвы, феноиндикатором которой является зацветание доминанта и субдоминанта травяно-кустарничкового покрова субальпийских редколесий *Geranium albiflorum* (Полякова, 1976; Власенко, 1980), уменьшается продолжительность вегетационного сезона, убывает богатство частных аспектов (рис. 4), изменяется соотношение различных эколого-ценотических групп среди цветущих видов: в крупнотравной

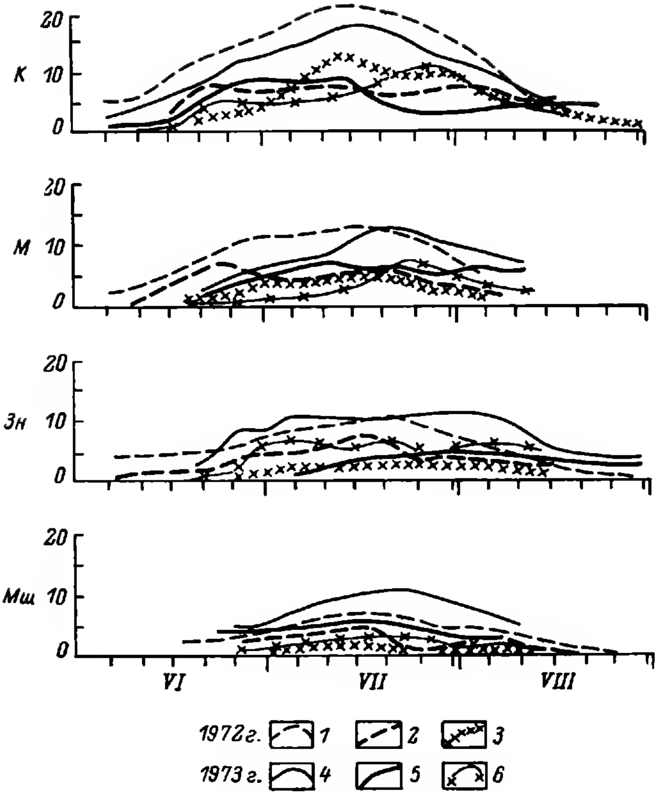


Рис. 4. Динамика цветения в сериях ассоциаций подгольцово-субальпийского пояса.

1 — общее число цветущих видов в 1972 г.; *4* — общее число цветущих видов в 1973 г.; *2*, *5* — виды открытых местообитаний; *3*, *6* — лесные виды. Обозначения серий ассоциаций те же, что и на рис. 2. *По оси абсцисс* — месяцы, *по оси ординат* — число цветущих видов.

серии ассоциаций преобладают лесные, в чернично-мшистой — альпийские и субальпийские виды.

Большинство субальпийских и альпийских видов имеет хорошую жизнеспособность, проходит полный цикл генеративного развития, свидетельствующий о соответствии их экотопу. Ценопопуляции пихты, кедра, черники в условиях данного пояса не проходят полного жизненного цикла развития, что является признаком их несоответствия данным климатическим условиям.

Таким образом, в структуре современного высотно-поясного комплекса типов подгольцово-субальпийских редколесий выделились 4 серии ассоциаций, образующие 2 экогенетических (сукцессионных) ряда: 1) гераниево-мятликовый ряд серий субальпийских редколесий (крупнотравная → гераниево-мятликовая → мохово-злаково-низкотравная), характеризующий молодость, зрелость, старость дернового процесса; 2) чернично-мшистый ряд серий подгольцовых редколесий (мохово-злаково-низкотравная → чернично-мшистая), характеризующий оторфовывание и отундровение почв. В свете материалов Савиной (1976), эти сукцессионные ряды следует рассматривать последовательными этапами смен лесного типа растительности подгольцово-субальпийскими редколесьями; число этапов развития конкретных биогеоценозов будет определяться спецификой экотопа.

Особенности фитоценотической структуры и динамики подгольцово-субальпийских редколесий Западного Саяна характерны для редколесий и других влажных районов гор Южной Сибири, где верхняя граница леса образована пихтой и кедром.

ЛИТЕРАТУРА

Батманов В. А., Куприянова М. К., Мухамедзинова Т. Н., Щенникова З. Г. Опыт применения интегрального и экометрического метода фенологического наблюдения в различного рода исследованиях. — В кн.: Ритмы Сибири и Дальнего Востока. Вып. 1. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1967, с. 98—122. — *Буторина Т. Н.* Эколого-ценотический анализ кустарничково-травяного яруса лесных ассоциаций. — В кн.: Типы лесов Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 30—51. — *Буторина Т. Н.* Биоклиматическое районирование Красноярского края. Новосибирск: Наука, 1979. 231 с. — *Василевич В. И.* Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 231 с. — *Вильямс В. Р.* Почвоведение. М.: Сельхозгиз, 1939. 447 с. — *Власенко В. И.* Соотношение лугового и лесообразовательного процессов в подгольцово-субальпийском поясе Западного Саяна. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 10, с. 1474—1484. — *Власенко В. И.* Сезонная динамика фитоценозов субальпийско-подгольцового пояса Западного Саяна. — В кн.: Динамика лесных биогеоценозов Сибири. Новосибирск: Наука, 1980, с. 175—200. — *Горчаковский П. Л.* Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с. — *Дьяконова А. А.* Почвенные условия произрастания некоторых ветрениц на Западном Саяне. — В кн.: Растения природной флоры Сибири для зеленого строительства. Новосибирск: Наука, 1972, с. 241—244. — *Елагин И. Н.* Методика определения фенологических фаз у хвойных. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 7, с. 984—992. — *Епова Н. А.* Опыт дробного геоботанического районирования Хамар-Дабана. — В кн.: Проблемы ботаники. Т. 5. (Материалы по изучению флоры и растительности высокогорий). М.; Л.: Наука, 1960, с. 47—61. — *Игошина К. Н.* Растительность субальп Среднего Урала. — Тр. бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника, вып. 8, 1952, с. 289—354. — *Кароль Б. П.* Микроклимат и методы его изучения при геоботанических исследованиях. — В кн.: Полевая геоботаника. Вып. 1. М.; Л.: Наука, 1959, с. 100—137. — *Корчагин А. А.* Строение растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Вып. 5. Л.: Наука, 1976, с. 7—313. — *Красноборов И. М.* Эколого-фитоценотические особенности некоторых формаций высокогорной растительности Западного Саяна. — В кн.: Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири. Новосибирск: Наука, 1971, с. 99—120. — *Красноборов И. М.* Высокогорная флора Западного Саяна. Новосибирск: Наука, 1976. 379 с. — *Крылов А. Г., Речан С. П.* Типы кедровых и лиственничных лесов Горного Алтая. М.: Наука, 1967. 222 с. — *Куминова А. В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск: Наука, 1960. 448 с. — *Куминова А. В.* Основные черты и закономерности растительного покрова. — В кн.: Растительный покров Хакасии. Новосибирск: Наука, 1976, с. 40—94. — *Магакьян Н. К.* Этапы развития высокогорных лугов Закавказья. Ереван, 1947. 202 с. — *Малышев Л. И.* Высокогорная флора Восточного Саяна. М.: Наука, 1965. 367 с. — *Маскаев Ю. М.* Леса. — В кн.: Растительный покров Хакасии. Новосибирск: Наука, 1976, с. 153—214. — *Назимова Д. И.* Типы леса северной части Западного Саяна. — В кн.: Типы лесов Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 108—133. — *Назимова Д. И.* Принципы лесорастительного районирования горных территорий (на примере Западного Саяна). — В кн.: Типы лесов Сибири. Вып. 2. Красноярск: Изд-во СО АН СССР, 1969, с. 101—121. — *Назимова Д. И.* Горные темнохвойные леса Западного Саяна. Л.: Наука, 1975. 113 с. — *Норин Б. Н.* О комплексности и мозаичности растительного покрова лесотундры. — В кн.: Проблемы ботаники. Т. 6. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 316—340. — *Овеснов А. М.* Горные луга Западного Урала. Молотов, 1952. 132 с. — *Полякова В. И.* Цветение герани белоцветковой в подгольцовом поясе. — Экология, 1976, № 2, с. 77—80. — *Работнов Т. А.* Биологические наблюдения на субальпийских лугах Северного Кавказа. — Бот. журн., 1945, т. 30, № 4, с. 167—177. — *Ревердатто В. В.* Основные формации высокогорно-тундровой зоны Северо-Восточного Алтая. — Изв. Томского отд. об-ва, 1921, вып. 1, с. 5—26. — *Савина Л. Н.* Новейшая история лесов Западного Саяна. М.: Наука, 1976. 156 с. — *Смагин В. Н.* Основные закономерности развития и смены лесных биогеоценозов. — В кн.: Динамика лесных биогеоценозов Сибири. Новосибирск: Наука, 1980, с. 6—28. — *Смирнов М. П.* Почвы Западного Саяна. М.: Наука, 1970. 236 с. — *Справочник* по климату СССР. Л.: Наука, 1967. 504 с. — *Справочник* по климату СССР. Л.: Наука, 1967. 504 с. — *Справочник* по климату СССР. Л.: Наука, 1969. 402 с. — *Типы* лесов гор Южной Сибири. Новосибирск: Наука, 1980. 334 с. — *Тумаджанов И. И.* Кавказские луга и криволесья. — В кн.: Растительность европейской части СССР. Л.: Наука, 1980, с. 198—203. — *Тюлина Л. Н.* Материалы по высокогорной растительности Баргузинского хребта. — В кн.: Землеведение. М., 1948, с. 14—32. — *Уранов А. А.* Жизненное состояние вида в растительном сообществе. — Бюл. МОИП. Отд. биолог., 1960, т. 65, вып. 3, с. 77—92. — *Хотинский Н. А.* Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 200 с. — *Шенников А. П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 511 с. — *Шнитников А. В.* Изменчивость увлажненности материков Северного полушария. (Зап. геогр. об-ва СССР. Т. 16, нов. сер.). М.; Л.: Наука, 1957. 337 с. — *Щербиновский Ю. А.* Сезонные явления в природе. Т. 16. М.: Гидрометеоиздат, 1954. 67 с. — *Scharffeter R.* Klimarhythmik, Vegetationsrhythmik und Formationsrhythmik.— Oester. Bot. Zeitschr., 1922, N 7—9, S. 153—171.

Институт леса и древесины СО АН СССР,
Красноярск.

Получено 21 I 1984.

УДК 581.451.3 (79)

Б. Н. Головкин

ЗАМЕТКИ О ПРЕРИЯХ СРЕДНЕГО ЗАПАДА США

B. N. GOLOVKIN. NOTES ON THE PRAIRIES OF MIDDLE WEST, USA

Сохранившиеся к настоящему времени фрагменты высокотравных прерий в штатах Висконсин, Иллинойс и Миссури крайне невелики по площади, имеют обедненный видовой состав и требуют для своего поддержания постоянных агротехнических мероприятий (выкос, палы). Практикуется реконструкция нарушенных участков путем подсева и посадки выпавших видов, а также создание полностью искусственных экспозиций прерий путем копирования модельных заповедных фрагментов. Приводятся краткие описания таких фрагментов.

Прерии Иллинойса, Миссури и Висконсина представляют собой в настоящее время реликвии южной части некогда единой области крупнотравных прерий, начинавшейся на 54° с. ш. в Альберте (Канада) и простиравшейся до северо-запада штатов Миссури и Оклахома. Эти прерии на западе и юго-западе переходили в низкотравные прерии.

Историки утверждают, что слово «прерия» (prairie) родилось среди французских колонистов в Миссури в конце XVIII в. Этими европейскими первопоселенцами были даны первое описание и первая классификация местных прерий. Их делили на верховые (сухие) и низинные (влажные), а также, после того как в этом районе начали развиааться земледелие и скотоводство, на естественные и измененные выпасом (пастбища). В западных и северных районах выделялись также пустоши, представлявшие собой кустарниковые заросли с небольшими полянами степной растительности. В начале XIX в. в обиходе появился термин «глейды» (glades), означавший остепненные поляны в лесах, часто на крутых склонах. Позднее такого рода лесостепные фрагменты американские ботаники стали называть саванной, однако этот термин сейчас применяется сравнительно редко.

В 1981 г. географический факультет университета штата Миссури опубликовал карту восстановленной растительности прерий XIX в. в масштабе 1 : 5 млн. Согласно этой реконструкции, в предпоселенческую эпоху не существовало крупных массивов прерий. Они были представлены сравнительно небольшими фрагментами, вытянутыми узкими лентами длиной несколько десятков миль и шириной не более двух миль, и перемежались лесными и кустарниковыми массивами, особенно в долинах рек. Выделяют 194 таких фрагмента на территории штата Миссури общей площадью 47 663 км^2 (18 474 мили ^{2}).

По долине р. Миссури, выше впадения ее в р. Миссисипи, проходит граница низкотравных и высокотравных прерий. Она являлась и границей висконсинского оледенения, определившего в известной мере различия флористического состава этих территорий.

Нарушение растительности прерий шло тремя путями: распашка под сельскохозяйственные культуры, перевыпас при использовании прерий как пастбища и исключение случайных пожаров и палов.

Распашка прерий началась еще в XVIII в. Первыми осваивались верховые прерии, однако этот процесс шел относительно медленно, многие участки остались нетронутыми вплоть до последней четверти XIX в. в связи с трудностью организации полива и отсутствием материала для огораживания. Освоение низинных прерий, связанное с дренажем заболоченных территорий, началось позже, в 70-х годах XIX в. На первых этапах дренаж был недостаточен и местность снова заболачивалась.

Перевыпас привел к исчезновению ряда местных видов и замене их высокорослыми заносными сорняками. Выпадение бородачей (*Andropogon gerardi* Vitman, *A. scoparius* Mchx.) — характерных эдификаторов — стало заметно уже в середине XIX в.; вместо них на пастбищах начали появляться европейские мятлики (*Poa compressa* L., *P. pratensis* L.).

Исторические источники свидетельствуют о том, что индейцы с целью сохранения прерий от облесения регулярно (раз в 2—3 года) выжигали их в длительный сухой период, называемый «индейским летом» (сентябрь—ноябрь).

Борьба со стихийными пожарами и прекращение палов начались вблизи поселений колонистов уже в конце XVIII в. Результаты этого не замедлили сказаться: в начале XIX в. здесь наблюдается быстрый рост деревьев (дубов, вязов, дикой сливы и яблонь), что было вначале расценено как положительное явление. В 1824 г. противопожарные меры в отношении прерий были закреплены законом штата Миссури (Schroeder, 1982).

К настоящему времени на территории штата Миссури сохранилось 3.8 тыс. га (9.5 тыс. акров) прерий, представленных 31 фрагментом. Площади этих фрагментарных участков колеблются от 3 до 564 га. Большинство сохранившихся участков принадлежит двум крупным частным организациям — Организации охраны природы (The Nature Conservancy) и Фонду прерий Миссури (Missouri Prairie Foundation); а также Департаменту природных ресурсов и Департаменту охраны природы штата, университету Миссури, ботаническому саду г. Сент-Луис и другим организациям. Все участки прерий открыты для посетителей, многие не имеют постоянной охраны. Они входят в единую систему природных территорий (natural areas) штата. Общее руководство осуществляет комитет природных территорий, созданный двумя названными выше департаментами. В его ведении, кроме прерий, находятся также участки маршей, лесов, болот, пещеры, каньоны, отдельные скалы и т. п. В 1984 г. опубликован список редких и подверженных угрозе исчезновения видов дикой флоры Миссури (Check-list. . ., 1984), включающий более 500 видов растений с указанием статуса по градации Международного союза охраны природы. Значительную часть списка составляют растения прерий.

Миссурийский ботанический сад совместно с муниципалитетами городов Коламбия и Канзас-Сити разработал проекты реставрации прерий. В процессе организации Департаментом природных ресурсов находится прерийный парк в юго-западной части штата.

В ходе совместной советско-американской ботанической экспедиции мы с Л. С. Плотниковой посетили осенью 1984 г. несколько сохранившихся участков прерий в штатах Миссури, Иллинойс и Висконсин.

В штате Иллинойс большинство таких участков приурочено к территориям, непригодным для сельскохозяйственного и иного использования, полосам отчуждения вдоль железных дорог, резервным площадям кладбищ и т. п.

Участки, на которых мы побывали при любезном содействии ботаников Чикагского и Миссурийского (г. Сент-Луис) ботанических садов, относятся к двум типам прерий: так называемой мезофитной (mesic) и заболоченной (fan-prairie). На небольшом (около 1 га) участке мезофитной разнотравной прерии, равно как в узкой (3—5 м шириной) полосе отчуждения вдоль железной дороги в окрестностях Чикаго, трудно выделить доминирующие виды. Все виды (их около 40), составляющие травяной покров, распределены здесь сравнительно равномерно, образуя 3 яруса. В верхнем, достигающем 2 м высоты, соседствуют сложноцветные *Ratibida pinnata* Barnh., *Helianthus occidentalis* Riddel, *Eupatorium serotinum* Michx., различные виды рода *Silphium*, высокий злак *Panicum virgatum* L. Второй ярус, обычно не превышающий 0.8—1.2 м, представлен большим числом видов, среди которых сложноцветные уже не играют заметной роли. Здесь наиболее часты *Veronicastrum virginicum* Farw., *Lespedeza capitata* Michx., *Aster* sp. sp., *Liatris* sp. sp., *Asclepias syriaca* L. и др. Из злаков преобладают *Andropogon scoparius* Michx., *Elymus canadensis* L., *Sorghastrum nutans* Nash. В третьем, нижнем, ярусе представлены преимущественно розеточные растения: редкий вид *Gentiana puberula* Michx., *Penstemon digitalis* Nutt., *Dodecatheon meadia* L. Среди разнотравья нередки невысокие кусты местных шиповников, наиболее обычен *Rosa carolina* L.

Состояние большинства растений здесь хорошее (многие из них обильно плодоносят и размножаются самосевом). Часть участков будет впоследствии уничтожена, участки же в полосе отчуждения с каждым годом все больше захламляются различным мусором и загрязняются остатками топлива.

В окрестностях г. Боливар (центральная часть штата Миссури) Департаментом охраны природы штата сохраняется участок высокотравной прерии. Здесь на всхолмленной территории площадью около 37 га доминируют почти в равном соотношении злаки (*Andropogon scoparius*, *A. gerardi*, *Sorghastrum nutans*, *Panicum virgatum* и др.) и сложноцветные (*Helianthus maximiliani* Schrad., *H. mollis* Lam., *Aster novae-angliae* L., *Prenanthes aspera* Michx., *Echinacea pallida* Nutt.) с заметным участием бобовых (*Baptisia leucantha* T. et Gr., *Petalostemum candidum* Michx.). Значительно уступает в высоте крупным травянистым растениям спорадически встречающаяся здесь миниатюрная *Rosa carolina*. Из заносных растений на участке в небольшом количестве присутствует (главным образом на границе) *Setaria* sp. Территория поддерживается в стабильном состоянии периодическим выкашиванием.

Сравнительно мало нарушенным выглядел показанный нам участок заболоченной (fan-prairie) прерии. Он больше по размерам (около 60 га), расположен в естественной депрессии вблизи пос. Лейк-ин-зе-Хиллз. Холмистый ледниковый рельеф с многочисленными выходами родниковых вод обусловил образование сплавин, перемежаемых ручьями и небольшими водоемами. Хороший естественный дренаж, препятствующий застойному увлажнению, обеспечил существование интересного болотно-прерийного комплекса. Здесь удачно сочетаются влаголюбивые (*Triglochin* sp., *Typha* sp., *Lycopus americanus* Muhl., *Pedicularis lanceolata* Michx.) с относительно ксерофильными (*Rudbeckia hirta* L., *Verbena hastata* L., *Sporobolus heterolepis* Gray) растениями. Именно здесь, по заболоченным участкам далеко к югу проникают бореальные элементы типа *Pentaphylloides fruticosa* O. Schwarz, *Tofieldia glutinosa* Pers., *Parnassia glauca* Raf. Окраины fan-prairie приподняты, лучше прогреваются и поэтому заселены почти исключительно ксерофитами (*Petalostemum purpureum* Rydb., *Bouteloua curvipendula* Torr., *Potentilla arguta* Pursh и др.). В то же время в этой части прерии наблюдается наибольшая инвазия заносных сорных (главным образом европейских) растений. Здесь широко распространились *Daucus carota* L., *Melilotus albus* Desr., *Poa* sp. (cf. *pratensis*). Последний вид вытесняет аборигенные растения. В самой низкой части сорняки (*Urtica dioica* L., *Plantago major* L.) встречаются лишь на тропинках.

Выше уже упоминались остепненные поляны среди широколиственных лесов. В штате Миссури мы познакомились с такими полянами в заповедном дубовом лесу, где преобладали *Quercus rubra* L., *Q. stellata* Wang с разнообразным кустарниковым подлеском (*Lindera benzoin* Blume, *Ostrya virginiana* K. Koch, *Celtis pumila* Pursh и др.). Почвы здесь карбонатные. Травостой на этих полянах не такой высокий (не более 1—1.5 м) и более разреженный, чем в обычных прериях. Особенностью его является и то, что в его составе заметную роль играют кустарники (*Celtis pumila*, *Cercis canadensis* L. и др.), всходы и ювенильные особи деревьев. Среди травянистой растительности много степных сложноцветных (*Echinacea pallida*, *Rudbeckia laciniata* L., *R. missouriensis* Eng.), различных злаков.

Сходно выглядят поляны среди широколиственного леса (*Acer saccharum* Marsh., *Quercus rubra*, *Q. muehlenbergii* Eng., *Q. coccinea* Muench и др.) на склонах известняковых холмов в южной части штата Иллинойс. Осенний аспект создают здесь снова типично американские высокорослые сложноцветные — *Eupatorium rugosum* Houtt., *Polymnia canadensis* L., *Elephantopus carolinianus* Willd. и другие виды, а также многочисленные более низкие злаки. Поляны быстро зарастают кустарниками.

Участки высокотравных восстановленных прерий, наблюдения над которыми осуществляют, как правило, научные и учебные заведения (ботанические сады, университеты), можно условно разделить на 2 группы: созданные исключительно путем посадок и посева семян и созданные на основе деградированных фрагментов прерий, подвергавшихся еще совсем недавно усиленному антропогенному прессу. В обоих случаях подсадкам и подсеву семян предшествовала «теоретическая реконструкция», заключавшаяся в определении оптимального видового состава и соотношения компонентов ценоза на основании сравнения участков с ближайшими наиболее экологически сходными сохранившимися эталонами прерии. Научные учреждения изучают режимы поддерживания восстановленных участков, чередования и частоты скашивания и палов.

Участок первого типа был создан на территории Чикагского ботанического сада. К настоящему времени на площади около 4.5 га путем посадки взрослых растений дернинами и подсева семян создан крупный фрагмент высокотравной прерии, по внешнему виду и флористическому составу аналогичный описанным выше эталонным участкам. Всего здесь около 50 видов травянистых и древесных (*Quercus macrocarpa* Michx.) растений. Участок является первым из шести, намеченных проектом 1981 г., по которому в саду будут представлены все разности этого типа растительности штата.

Параллеаьно с этим крупным участком в саду создана небольшая экспозиция растений прерий, осмотру которой предпослан стенд с описанием и краткими сведениями по их биологии, а также животных и птиц, обитающих в прериях, и мер по их охране. Это — образец очень наглядного и действенного призыва к охране растений и животных прерий даже на небольших участках, особенно если учесть, что сад ежегодно посещают около 250 тыс. человек.

Участки второго типа имеются в Мортон арборетуме (г. Лизль, Иллинойс) — около 10 га, заложен в 1962 г.; в арборетуме университета штата Висконсин (г. Мэдисон) и в Шоу арборетуме, принадлежащем Миссурийскому ботаническому саду, — около 24 га. Уход за этими территориями заключается главным образом в посеве и подсадке выпавших растений и в ежегодных (иногда раз в полтора года) искусственных палах. Контроль интенсивности палов весьма затруднен.

В заключение следует остановиться на еще одном аспекте сохранения исчезающих растений прерий. В штате Иллинойс семена их (преимущественно злаков) регулярно высеваются дорожными организациями для укрепления откосов и дамб насыпей, эродированных участков вдоль шоссейных дорог и т. п. В штате Миссури в государственном озеленительном питомнике возле г. Ликинг специально выращивают и продают населению растения прерий, имеющие декоративную ценность: *Eryngium yuccifolium Michx.*, *Rudbeckia* sp. sp., *Echinacea pallida*, *Silene regia* Sims., *Liatris* sp.

ЛИТЕРАТУРА

Checklist of rare and endangered species of Missouri. Miss. Dept. of Conservation: Jefferson City, 1984. 17 p. — *Schroeder W. A.* Presettlement prairie of Missouri. 2nd ed. Miss. Dept. of Conservation, 1982. 37 p.

Главный ботанический сад,
Москва.

Получено 16 VI 1986.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.29

А. В. Домбровская

ТРИ НОВЫХ ТАКСОНА В СЕКЦИИ *STEREOCAULON* РОДА *STEREOCAULON* (*LICHENES*)

A. V. DOMBROVSKAYA. THE NEW TAXA FROM THE *STEREOCAULON* SECTION OF THE GENUS *STEREOCAULON* (*LICHENES*)

На основании характерных морфологических признаков, не зависящих от ныне существующих условий произрастания, выделены 3 ряда видов в секции *Stereocaulon* рода *Stereocaulon* Hoffm.: *Paschalia*, *Alpina* и *Tomentosa*.

При детальном изучении большого материала по р. *Stereocaulon* на фоне случайных, индивидуальных особенностей выделяются основные морфологические признаки, свойственные видам. Эти признаки в свою очередь могут быть разделены на 2 группы: во-первых, морфологические особенности, изменчивые под влиянием условий среды — субстрата, освещенности, влажности, характера произрастания среди других растений и другие; во-вторых, признаки, характер которых не может быть объяснен современными экологическими условиями. При описании видов рода *Stereocaulon* Hoffm., так же как и других лишайников, используются оба типа признаков, однако признаки, мало зависящие от условий произрастаиия, имеют большую систематическую ценность. При выделении рядов в секции *Stereocaulon* мы использовали следующие основные морфологические особенности: 1) характер войлочка, 2) тип филлокладиев, 3) характер цефалодиев, 4) величина и расположение апотециев. Кроме этих четырех признаков, при описании видов стереокаулонов обычно отмечают форму роста псевдоподециев, их цвет, расположение филлокладиев, наличие или отсутствие стиктовой или других лишайниковых кислот и прочее, однако эти признаки используются главным образом при разграничении отдельных видов.

1. Характер войлочка. Если обилие войлочного покрова определяется условиями местообитания, то характер его остается более или менее постоянным. Войлочек у видов рода *Stereocaulon* может быть губчатым или «фетровым», толстым или тонким, образующим часто непрерывный, более или менее ровный покров, или более грубым, клочковатым и разорванным. Например, войлочек *S. alpinum* Laur. всегда остается губчатым, как бы он ни был развит.

2. Характер филлокладиев в секции *Stereocaulon* представлен 2 типами. Это, во-первых, филлокладии дланевидной, чешуйковидной или коралловидной форм, с хорошо дифференцированными краевыми выростами, в случае полного развития хорошо отграниченные от поверхности псевдоподеция; во-вторых, филлокладии бугорковидные или неправильно-чешуйковидные, толстые, с неясными краевыми выростами, часто почти всей нижней поверхностью соединяющиеся с поверхностью псевдоподеция. Однако эти 2 типа могу несколько варьировать в зависимости от условий местообитания. Так, например, у толстых, неясно-чешуйковидных филлокладиев могут происходить бо́льшая дифференциация краевых выростов и лучшее обособление филлокладиев от поверхности, как это имеет место у *S. grande* (Magn.) Magn. или у произрастающего на тонко замшелых камнях *S. alpinum*.

3. Форма и характер цефалодиев, содержание в них водорослей *Nostoc* или *Stigonema* (Домбровская, 1985). В отличие от I. Lamb (1951) мы счи-

таем, что этот признак является в основном постоянным для вида, хотя есть и исключения (*S. saxatile* (Magn.) Magn., *S. botryosum* Ach. могут иметь цефалодии обоих типов).

4. Строение и расположение апотециев. Роль этого признака не так велика, как можно предположить. Так, Lamb (1951) указывает, что разница в величине и строении апотециев у видов рода *Stereocaulon* связана в основном с их возрастом и степенью развития и мелкие апотеции у *S. tomentosum* Fr. и близких ему видов просто недоразвиты.

Признаки, связанные с условиями произрастания, являются, как правило, наиболее яркими и заметными. Примером может быть характер псевдоподециев и развитие на них войлочка. Псевдоподеции, растущие среди мхов и других растений, обычно вальковатые, недеревянистые, в той или иной степени покрытые войлочком. Если же стереокаулон селится на голой поверхности камня, стволики его делаются деревянистыми, при ветвлении часто сплюснутыми, голыми. Эти вторичные признаки обычно заменяют основные видовые особенности, однако нужно иметь в виду, что и основные признаки в нетипичных условиях, как правило, выражены неотчетливо.

Сходство между отдельными видами, объясняемое обычно степенью родства, отмечают в своих работах A. Magnusson (1926), E. Frey (1933), Lamb (1951, 1977). Располагая материал в определенной последовательности, Magnusson и Frey намечают ряды видов в секции *Stereocaulon*: первый — группу видов, соответствующую нашему ряду *Paschalis*; второй — нашему ряду *Alpina*. Мы, основываясь на личных наблюдениях, подтверждаемых в известной степени литературными данными, в секции *Stereocaulon* выделяем 3 ряда: *Paschalia*, *Alpina* и *Tomentosa*.

Sect. *Stereocaulon*

Syn. *Stereocaulon* sect. *Eustereocaulon* Koerb. Systema Lichenum Germaniae : 13 (1855).

Типовой вид — *Stereocaulon paschale* (L.) Hoffm. По Lamb (1977), содержит 37 видов, из которых в СССР обнаружены пока 25.

Первичное слоевище рано исчезающее (как правило, сохраняется только у 3 из встречающихся у нас видов). Псевдоподеции у большинства представителей сильноразветвленные. Филлокладии бугорковидные, чешуйковидные, дланевидные, реже коралловидные или пальцевидные, не бывают исключительно пальцевидными и коралловидными, всегда без темных центров. Цефалодии гроздевидные, реже простые, крупинковидные, со *Stigonema* или с *Nostoc*.

Series Paschalia Dombr. ser. nov.

Apothecia apicalia. Trunculi floccoso-tomentosi vel glabri. Phyllocladia squamiformia, palmato-squamiformia, palmata ad coralloidea, a superficie pseudopodetii bene separabilia, excrescentiis marginalibus bene differentialis. Cephalodia plerumque cum *Stigonemate*. Species 17 (in URSS 12) praebet.

В мире насчитываются примерно 17 видов этого ряда, 12 из которых произрастают в СССР. Это *S. paschale* (L.) Hoffm., *S. saxatile* (Magn.) Magn., *S. dactylophyllum* Flk., *S. intermedium* (Savicz) Magn., *S. subcoralloides* Nyl., *S. sterile* (Savicz) Lamb, *S.* depreaultii Del. ex Nyl., *S. pseudodepreaultii* Asah., *S. tennesseense* Magn., *S. sibiricum* Lamb., *S. condensatum* Hoffm., *S. pileatum* Ach.

Апотеции конечные, находящиеся на концах псевдоподециев крупнее расположенных ниже. Стволики псевдоподециев голые или одетые клочковатым, иногда скудным войлочком. Развитые филлокладии дланевидные, чешуйковидно-дланевидные, чешуйковидные, коралловидные, с хорошо дифференцированными краевыми выростами,[1] хорошо обособляющиеся от поверхности псевдоподециев. Цефалодии по большей части содержат водоросль типа *Stigonema*; они плотногроздевидные, мелкозернистые до щетинистых, коричневые, темнокоричневые до черноватых. Из 12 встречающихся в СССР видов 9 произрастают исключительно на каменистом субстрате, *S. saxatile* изредка встречается на земле, а *S. paschale* и *S. condensatum* в основном считаются напочвенными видами. Стиктовая кислота (Pd+оранжевеет) содержится только у 2 видов (*S. dactylophyllum* и *S. sibiricum*), соредии постоянно присутствуют лишь у *S. pileatum*. Первичное слоевище постоянно развито только у *S. condensatum* и *S. pileatum*. Из 12 встречающихся в СССР видов 6 произрастают только в Сибири и на Дальнем Востоке, 2 — на западе европейской части СССР, а 4 являются циркумполярными видами.

---

[1] Исключение представляет *S. pseudodepreaultii*, имеющий шариковидные филлокладии.

Виды ряда *Paschalia* в большинстве не имеют между собой четких границ, хотя степень близости между отдельными видами различна. Так, например, *S. dactylophyllum*, *S. condensatum* или *S. sibiricum* довольно хорошо отличаются от других видов группы, а такие эпилитные виды, как произрастающий на Дальнем Востоке *S. intermedium* или растущий на западе европейской части СССР *S. saxatile*, подчас невозможно отличить от растущих на камнях модификаций *S. paschale*.

По нашим наблюдениям, эпилитные виды стереокаулонов никогда не переходят на почвенный субстрат, тогда как напочвенные виды переходят на камень постоянно. Исходя из этого мы считаем возможным поставить в центре группы напочвенный вид *S. paschale*, являющийся, по-видимому, исходным видом для ряда и связанный к тому же непосредственно с 5 видами: *S. saxatile*, *S. intermedium*, *S. subcoralloides*, *S. condensatum* и представителем ряда *Alpina* — *S. grande* (Magn.) Magn.

В группе *Paschalia*, как и в 2 других группах, хорошо прослеживаются ряды от напочвенных видов к подлинным эпилитам. С выходом на голый камень, как уже указывалось, происходит обеднение войлочного покрова. стволики становится более жесткими, деревянистыми, подушечки — дорсивентральными, краевые выросты филлокладиев вытягиваются, филлокладии превращаются из чешуйковидных в дланевидно-чешуйковидные, затем в чешуйковидно-дланевидные и дланевидные, наконец, в дланевидно-коралловидные и коралловидные. Здесь могут быть прослежены следующие линии: 1) *S. paschale—S. saxatile—S. evolutum* Graewe—*S. dactylophyllum*; впрочем, положение *S. dactylophyllum* не совсем ясно; возможно, что он имеет связь с *S. paschale* через *S. subcoralloides*, к тому же содержание стиктовой кислоты ставит его несколько обособленно от других видов группы; 2) *S. paschale—S. subcoralloides—S. sterile—S. tenesseense*; 3) *S. paschale—S. subcoralloides—S. sterile—S. depreaultii—S. pseudodepreaultii*; в этих двух линиях наблюдается исчезновение войлочка, уплощение и «одеревенение» псевдоподециев, превращения филлокладиев сначала в коралловидные с примесью дланевидных, а затем в коралловидные и пальцевидные; 4) *S. paschale—S. intermedium*. *S. intermedium* из всей группы *Paschalia* является наименее удаленным от исходного вида; 5) *S. paschale—S. condensatum*.

Series Alpina Dombr. ser. nov.

Apothecia apicalia. Trunculi tomentulo solido sed brevissimo tenuissimoque vel spongioso vestiti, vel glabri. Phylliocladia squamiformia, verruciformia vel tuberculiformia, facie inferiore tota pseudopodetio plerumque adnata, excrescentiis marginalibus pro more vix differentiatis. Cephalodia plerumque cum *Nostoc*. Species 13 (in URSS 10) praebet.

В мире встречается 13 видов этого ряда, в СССР — 10. Это *S. alpinum* Laur., *S. grande* (Magn.) Magn., *S. glareosum* (Savicz) Magn., *S. incrustatum* Flk., *S. rivulorum* Magn., *S. groenlandicum* (Dahl) Lamb, *S. depressum* (Frey) Lamb, *S. botryosum* Ach., *S. spathuliferum* Vain., *S. capitellatum* Magn.

Апотеции конечные. Стволики вальковатые, редко сплюснутые, одетые, как правило, гладким, ровным, если тонким — то фетровым, бархатистым, если более толстым — то губчатым войлочком, реже голые. Филлокладии чешуйковидные, толстые, по краю неправильно-городчатые, реже с более или менее дифференцированными, короткими и широкими краевыми выростами, часто бородавко- или бугорковидные, обычно сростающиеся всей нижней поверхностью с псевдоподециями, а не обособляющиеся от них. Цефалодии почти всегда содержат Nostoc, плотно гроздевидные, неправильно-шаровидные, иногда как бы разделенные на камеры, крупинковидные, крупнозернистые или бугорчатые, сероватые, зеленоватые, голубоватые, коричневатые, редко черноватые. У *S. spathuliferum* и частично *S. rivulorum* найдена стиктовая кислота; *S. spathuliferum* и *S. capitellatum* — соредиозные виды; первичное слоевище развивается у *S. glareosum*. Из 10 видов, встречающихся в СССР, 5 произрастают в основном на почве, 3 — *S. botryosum*, *S. spathuliferum* и *S. depressum* — эпилиты, а *S. capitellatum* и *S. groenlandicum* отмечены на камнях и щебнистой почве; 8 видов ряда являются циркумполярными видами и лишь один — *S. depressum* — найден пока только в европейской части СССР.

Виды ряда *Alpina*, как и *Paschalia*, не имеют между собой четких границ. Так, существуют переходные формы между *S. alpinum*, *S*, *glareosum* и *S. rivulorum*; *S. incrustatum* также почти невозможно бывает отличить от двух последних видов. В центре группы мы, по-видимому, должны поставить какие-то переходные формы между *S. alpinum* и *S. glareosum*. Так же как и в группе *Paschalia*, в связи с переходом на каменистый субстрат здесь может быть прослежена следующая линия: *S. alpinum*—*S. glareosum*—*S. rivulorum*—*S. groenlandicum*, *S. depressum*—*S. botryosum*—*S. spathuliferum*. *S. grande* является переходным видом к ряду *Paschalia*.

Series Tomentosa Dombr. ser. nov.

Apothecia parva, plerumque lateralia. Trunculi tomentulo floccoso rarius solido sed brevissimo, tenuissimoque vel spongioso vestiti. Phyllocladia a verruciformibus ad squamiformia vel palmata. Cephalodia plerumque cum *Nostoc*. Species 5 (in URSS 3) praebet.

В мире насчитываются 5 близкородственных видов этого ряда, 3 из которых произрастает в СССР. Это *S. tomentosum* Fr., *S. myriocarpum* Th. Fr., *S. sasakii* Zahlbr.

Апотеции мелкие, обычно боковые (нижние всегда крупнее верхних). Стволики обычно вальковатые, покрытые толстым войлочным чехлом. Войлочек, как правило, хорошо развитый, клочковатый, реже губчатый до фетрового, редко в нижних частях отсутствует. Филлокладии от бородавковидных до чешуйковидных, чешуйковидно-дланевидные или дланевидные, реже пальцевидные, расположение на псевдоподециях дорсивентральное. Цефалодии от крупинковидных до круиношаровидных или плотногроздевидных, крупнозернистые или бугорчатые, почти всегда с *Nostoc*. Два из трех встречающихся на территории СССР вида содержат стиктовую кислоту. Соредиозные и имеющие сохраняющееся первичное слоевище виды отсутствуют. Обычно указывается, что *S. tomentosum* и *S. myriocarpum* являются напочвенными видами, а *S. sasakii* произрастает на камнях. Однако *S. tomentosum* и *S. myriocarpum* также часто произрастают на замшелых, а иногда и голых камнях, а *S. sasakii*, по-видимому, может расти на задернованных камнях и замшелой почве. *S. tomentosum* является циркумполярным видом, а другие виды характерны для Дальнего Востока и, возможно, Сибири.

Во всех 3 рядах секции *Stereocaulon* можно наблюдать изменения, происходящие в морфологическом строении псевдоподециев при переселении на каменистый субстрат. При произрастании на камнях стереокаулоны обычно образуют округлые прижатые компактные подушечки (а не дерновинки) с дорсивентральным расположением веточек и филлокладиев. Войлочек становится более скудным, стволики обнажаются прежде всего в основании псевдоподеция. Меняется форма филлокладиев, они становятся более чешуйковидными, на спинной стороне веточек и стволиков сливаются своими основаниями и боковыми краями в более крупные чешуи и сплошные поверхности. Это явление имеет место как у самостоятельных эпилитных видов, так и у модификаций напочвенных стереокаулонов, что затрудняет их диагностику.

ЛИТЕРАТУРА

Домбровская А. В. Распространение и изменчивость видов рода *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. в Мурманской области. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1985, т. 90, вып. 4, с. 118—130. — *Frey E.* Genus *Stereocaulon*. — In: Rabenhorst's Kryptogamen-Flora. Leipzig, 1933, Bd 9, Abt. 4, Hf 1, S. 61—202. — *Lamb I. M.* On the morphology, phylogeny, and taxonomy of the lichen genus *Stereocaulon*. — Canad. J. Bot., 1951, vol. 29, N 5, p. 522—584. — *Lamb I. M.* A conspectus of the lichen genus *Stereocaulon* (Schreb.) Hoffm. — J. Hattori Bot. Lab., 1977, N 43, p. 191—355. — *Magnusson A. H.* Studies on boreal stereocaula. Göteborg, 1926. 87 p.

Полярно-альпийский ботанический сад,
Кировск.

Получено 3 XII 1986.

УДК 005 : 576.16 : 582.542.1 (—925.15)
Бот. журн., т. 72, № 9

Ю. А. Котухов

НОВЫЙ ВИД РОДА *STIPA* (*POACEAE*) ИЗ ЮЖНОГО АЛТАЯ

Ju. A. KOTUKHOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *STIPA* (*POACEAE*) FROM SOUTH ALTAI

С восточных отрогов хр. Азутау (Южный Алтай) описан новый вид рода *Stipa* — *S. austroaltaica*, близкий к евразийскому *S. capillata* и европейскому *S. praecapillata*.

Stipa austroaltaica Kotuch. sp. nov. (sect. Leiostipa Dumort.). — Planta perennis, caespitosa, 90—115 cm alta; culmi basi vaginis griseis foliorum emortuorum vestiti, nodis e vaginis exsertis, sub nodis pilosiusculi. Laminae foliorum radicalium conduplicatae, 0.2—0.3 mm in diam., extus brevissime aculeatae, intra pilis brevissimis et secundum nervos pilis sat longis tectae, caulinorum planae vel subplanae, 1.5—2.5 mm lt.; vaginae plus minusve pubescentes; ligulae foliorum radicalium 1—1.2 mm lg., caulinorum 3—3.5 mm lg., extus breviter pilosae, apice vulgo breviter ciliatae. Panicula diffusa, 25—40 cm lg., e vagina folii supremi exserta; glumae 17—20 mm lg., longe acutatae, paulo inaequales, glabrae et leves; lemmata 7.5—8.2 mm lg., striis pilorum in numero 6, stria marginali basin aristae ad 1.5—2.5 mm haud attingente; pilorum coronula ad basin aristae nulla; callus 2.5—3 mm lg.; arista 8.1—9.6 cm lg., bigeniculata, scabra (aculeolis ad 0.2 mm lg.); geniculo infero 2.4—3.8 cm lg.; antherae 5.7—6.1 mm lg.

Typus: Altai Australis, jugu Azutau brachia orientalia in regione montis Mramornaja, 900—1000 m. s. m., declivitas occidentalis, prata substepposa variiherbosa, 4 IX 1984, Ju. Kotuchov (LE, isotypi — LE, AA).

Affinitas. Species nostra *S. capillatae* L. et *S. praecapillatae* Alech. affinis, sed lemmatis brevioribus (7.5—8.2, non 10—13 mm lg.) et aristis brevioribus (8.1—9.6, non 11—20 cm lg.) differt; a specie priore praeterea nodis culmorum exsertis et vagina folii supremi angustiore, basin paniculae non attingente, a specie posteriore pilorum coronula nulla et callo longiore (2.5—3, non ca. 2 mm lg.) differt.

Area geographica. Montes Altai Australis.

Многолетнее дерновинное растение 90—115 см выс.; стебли у основания одеты серыми влагалищами отмерших листьев, с выступающими из влагалищ узлами, под узлами б. м. волосистые. Пластинки прикорневых листьев, сложенные вдоль, 0.2—0.3 мм в диам., снаружи шероховатые от очень коротких шипиков, внутри покрытые очень короткими волосками, по жилкам с довольно длинными волосками; стеблевые листья плоские или почти плоские, 1.5—2.5 мм шир.; влагалища б. м. опушенные; язычки прикорневых листьев 1—1.2 мм дл., стеблевых — 3—3.5 мм дл., снаружи коротковолосистые, на верхушке обычно короткореснитчатые. Метелка раскидистая, 25—40 см дл., выступающая из влагалища верхнего листа; колосковые чешуи 17—20 мм дл., длиннозаостренные, немного неравные, голые и гладкие; нижние цветковые чешуи 7.5—8.2 м дл., с 6 полосками волосков; краевая полоска волосков заканчивается в 1.5—2.5 мм от основания ости; коронка волосков у основания ости отсутствует; каллус 2.5—3 мм дл.; ость 8.1—9.6 см дл., дважды коленчато-согнутая, шероховатая (с шипиками до 0.2 мм дл.); нижнее колено 2.4—3.8 см дл.; пыльники 5.7—6.1 мм дл.

Тип: Южный Алтай, восточные отроги хр. Азутау, в районе горы Мраморная, средний пояс, 900—1000 м над ур. м., западный микросклон, остепненные разнотравные луга, 4 IX 1984, Ю. Котухов (LE, изотипы — LE, AA).

Родство. Близок к *S. capillata* L. и *S. praecapillata* Alech., но отличается от них более короткими нижними цветковыми чешуями (7.5—8.2, а не 10—13 мм дл.) и остями (8.1—9.6, а не 11—20 см дл.), кроме того, от первого вида отличается выступающими из влагалища узлами стеблей и более узким, не достигающим основания метелки влагалищем самого верхнего листа, а от второго — отсутствием коронки волосков у основания ости и более длинным каллусом (2.5—3, а не около 2 мм дл.).

Географическое распространение. Горы Южного Алтая.

Известен только с типового местообитания. По-видимому, узкий эндемик восточных отрогов хр. Азутау (Южный Алтай) или заходит с Китайского Алтая.

Автор выражает благодарность Н. Н. Цвелеву за консультацию по вопросам ботанической номенклатуры.

Алтайский ботанический сад АН КазССР,
Лениногорск.

Получено 26 XII 1986.

УДК 582.52.2 (571)
Бот. журн., т. 72, № 9

А. Е. Кожевников

НОВЫЙ ВИД РОДА *SCIRPUS* (*CYPERACEAE*) С СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

A. E. KOZHEVNIKOV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *SCIRPUS* (*CYPERACEAE*) FROM THE SOVIET FAR EAST

Описан новый для науки вид камыша — *Scirpus oligosetus* из родства *S. komarovii*, распространенный в южной части Приморского края СССР.

Scirpus oligosetus A. E. Kozhevnikov sp. nov. (Sect. Actaeogeton Reichenb.).— Planta annua, 10—30 cm alta, caespites compactos formans. Culmi 5—10 (15) cm alti, teretes, longitudinaliter costati, basi vaginis fuscis praediti. Folia 1 (2), vaginis 3.5—6 cm longis, lamina setiformi, 0.5—1 (5) cm longa. Inflorescentia communis pseudolateralis, capitata, 1—2 cm in diam., 3—8 (10)-spiculata. Bractea 5—15 (20) cm longa, recta. Spiculae 0.7—1.2 cm longae; glumae caryopsidibus 2—2.5-plo longiores, pallidae, flavido-viridulae, fructificatione flavidae vel fuscidulae, arista ad 0.3 (0.5) mm longa terminatae. Setae hypogynae 1—2 (4), inaequilongae, longissimae caryopsidibus ad 1/3—1/4 breviores, rarius eis subaequilongae, saepe 1—2 rudimentariae, ad 0.1 (0.2) mm longae, leves, raro pauciaculeolatae. Antherae 0.4—0.5 mm longae. Stigmata 2. Caryopsides 1.2—1.5 mm longae, 0.8—1 mm latae, rostro ad 0.1 (0.2) mm longo. Fl. VII (VIII); fr. (VIII) IX.

Habitat: Ad ripas limificatas humidas.

Area geographica. URSS: Oriens Extremus (pars australis prov. Primorskensis), China boreali-orientalis (?).

Typus: «Prov. Primorskensis, distr. Nikolsk-Ussurijskij, ad ripam argillosam lacus Chanka, ad pagum Kamenj-Rybolov, 12 IX 1924, N 3223, E. Alissova» (VLA).

Affinitas. *S. komarovii* Roshev. setis hypogynis 1—2, raro 3—4 (nec semper 4), levibus, rarius sparse (nec dense) scabris, caryopsidibus brevioribus (nec sesqui longioribus) necnon vaginis foliorum lamina 0.5—1 (5) cm longa (nec nulla) differt.

Растение однолетнее, 10—30 см выс., образует плотные дерновинки. Стебли 5—10 (15) см выс., округлые, вдоль ребристые, при основании с бурыми влагалищами. Листья в числе 1 (2), с влагалищами 3.5—6 см дл. и щетиновидной листовой пластинкой 0.5—1 (5) см дл. Общее соцветие ложнобоковое, головчатое, 1—2 см в диам., из 3—8 (10) колосков. Прицветный лист 5—15 (20) см дл., прямой, служит продолжением стебля. Колоски 0.7—1.2 см дл., кроющие чешуи в 2—2.5 раза длиннее плодов, бледные, желтовато-зеленоватые, при плодоношении желтоватые или буроватые, наверху с остью до 0.3 (0.5) мм дл. Околоцветные щетинки в числе 1—2 (4), разной длины, самые длинные на 1/3—1/4 короче, реже почти равны плодам, часто 1—2 щетинки рудиментарные, до 0.1 (0.2) мм дл., гладкие, редко с немногочисленными шипиками. Пыльники 0.4—0.5 мм дл. Рылец 2. Плоды 1.2—1.5 мм дл., 0.8—1 мм шир., с носиком до 0.1 (0.2) мм дл. Цв. VII (VIII); пл. (VIII) IX.

Обитает по влажным заиленным берегам.

Географическое распространение. Дальний Восток СССР (южная часть Приморского края), Северо-Восточный Китай (?).

Тип: «Приморская губ., Никольск-Уссурийский уезд, глинистый берег оз. Ханка у сел. Камень-Рыболов, изредка, 12 IX 1924, № 3223, Е. Алисова» (VLA).

Паратипы: «Приморская губ., Никольск-Уссурийский уезд, берег оз. Ханка в сел. Камень-Рыболов, 15 IX 1924, № 3222, Е. Алисова; берег оз. Ханка у сел. Камень-Рыболова к югу от д. Астраханки, на песке, 15 IX 1924, № 4266, Е. Алисова» (LE, VLA).

Родство. От *S. komarovii* Roshev. отличается 1—2, редко 3—4 (а не всегда 4) гладкими, реже — рассеянно-шероховатыми (а не густо-шероховатыми) щетинками короче плодов (а не длиннее их в 1.5 раза) и наличием у листовых влагалищ пластинок 0.5—1 (5) см дл. (а не отсутствием их).

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 11 II 1987.

УДК 005 : 576.16 : 582.739

Бот. журн., т. 72, № 9

А. Д. Михеев, А. Ю. Магулаев

НОВЫЙ ВИД РОДА *TRIFOLIUM* (*FABACEAE*) С МАЛОГО КАВКАЗА

A. D. MIKHEEV, A. Yu. MAGULAYEV.
A NEW SPECIES OF THE GENUS *TRIFOLIUM* (*FABACEAE*)
FROM THE CAUCASUS MINOR

Приводится описание нового вида клевера *Trifolium egrissicum* (секция *Amoria*) из альпийского пояса западной части Малого Кавказа (Эгрисский хребет, близ высокогорного курорта Бахмаро).

В альпийском и субальпийском поясах Эгрисского хребта, близ курорта Бахмаро (Чохатаурский р-н Грузии) произрастает клевер, там весьма обыкновенный и внешне похожий на *Trifolium ambiguum* Bieb., но отличающийся от него более мелкими частями вегетативных и особенно генеративных органов, иным числом хромосом (2n=16, а не 48).

При выращивании 16-хромосомного клевера на делянках в условиях г. Пятигорска (опорный пункт Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР) и *T. ambiguum* местного происхождения (т. е. фактически из locus classicus) различие по многим количественным признакам сохранялось в течение 5 лет (см. таблицу); помимо этого, установлено более ранее зацветание первого из них примерно на 10 дн. Несмотря на достаточное количество опылителей, гибридных семян не обнаружено.

Размеры некоторых вегетативных и генеративных органов *Trifolium ambiguum* и *T. egrissicum*, выращенных в культуре в условиях г. Пятигорска (данные 1986 г., по 20 образцам)

Признак	*T. ambiguum* — из семян местного происхождения (2n = 48)	*T. egrissicum* — из семян с Эгрисского хребта (2n = 16)
Стебель		
длина (до головки, образовавшейся первой) см	29—61 (45.2)	39—51 (44.4)
толщина, мм	3.3—5.0 (4.1)	2.4—3.6 (3.1)
Средний листочек среднего стеблевого листа		
длина, мм	34—57 (44.3)	25—42 (33.4)
ширина, мм	18—31 (22.4)	16—23 (19.6)
Ось головки		
длина, мм	22—24 (22.8)	16—26 (23.0)
Прицветник (средний в головке)		
длина, мм	4.5—5.4 (4.98)	2.8—4.0 (3.35)
Трубка чашечки		
длина, мм	2.9—3.5 (3.16)	1.9—2.2 (2.06)
Верхний зубчик чашечки		
длина, мм	3.8—4.3 (3.91)	2.0—2.8 (2.35)
Венчик		
длина, мм	13.2—14.0 (13.7)	9.1—10.5 (9.74)
Семя		
длина, мм	2.3—2.6 (2.44)	1.9—2.1 (1.96)
ширина, мм	1.8—2.1 (1.90)	1.3—1.6 (1.42)

Кроме района Бахмаро на Малом Кавказе 16-хромосомная раса выявлена также на северном склоне Большого Кавказа в окрестностях Теберды (хр. Муса-Ачитара, альпийский луг по южному склону). Здесь имеются биотопы с естественно произрастающими рядом 48-хромосомной (*T. ambiguum*) и 16-хромосомной расами. Гибридных семян и здесь, в естественных условиях, не найдено.

Анализ показал, что у *T. ambiguum* на 99 % пыльца фертильна, а для 16-хромосомной расы — на 83 %; это позволяет предполагать в данном случае вторичность диплоидного уровня.

В своем распространении в пределах СССР 16-хромосомная раса, очевидно, тяготеет к западным частям Большого и Малого Кавказа. Восточнее, например в Верхней Балкарии, Нагорном Карабахе, она замещается 32-хромосомными *T. elisabetae* Grossh. и *T. ruprechtii* Tamamsch. et Fed., более обособленными от *T. ambiguum* и, по нашему мнению, едва ли отличимыми друг от друга. Что касается возможности произрастания ее в сопредельных высокогорных районах Малой Азии, то она весьма вероятна.

Изложенные факты дают основание трактовать 16-хромосомную расу клевера, сходную с *T. ambiguum*, в качестве таксона видового ранга.[1]

Trifolium egrissicum[2] **Mikheev et Magulaev sp. nov.** — Nostra species *T. ambiguo* Bieb. similis est, sed differt omnibus partibus organorum vegetativorum et praesertim generativorum minoribus, numero chromosomatum (2n=16, nec 48), cohaerentia oecologica ad regiones alpinam et subalpinam, efflorescentia praecociore.

Habitat in partibus occidentalibus Caucasi minoris et magni in regionibus alpina et subalpina.

Typus: Caucasus minor, Iberia austro-occidentalis, jugum Egrissicum, prope locum curationis Bachmaro, supra finem silvae (ca 2500 m m. s.), 4 VIII 1980, A. D. Mikheev (LE).

---

[1] Выявлению сущности высокогорных кавказских клеверов из родства *T. ambiguum* не способствует традиционный взгляд на этот последний как на конгломерат 16-, 32- и 48-хромосомных рас (в том числе и в новейшей монографии по роду клевер: Zohary M., Heller P. The genus *Trifolium*. Jerusalem: The Israel Academy of Sciences and Humanities, 1984. 606 p.).

[2] По названию Эгрисского хребта в Чохатаурском р-не Грузии (locus classicus).

Наш новый вид близок к *T. ambiguum* Bieb., но отличается от него более мелкими размерами вегетативных и особенно генеративных органов, числом хромосом (2n=16, а не 48), экологической приуроченностью к альпийскому и субальпийскому поясам, более ранним цветением.

Обитает в западных частях Большого и Малого Кавказа в альпийском и субальпийском поясах.

Тип: Малый Кавказ, Юго-Западная Грузия, Эгрисский хребет, близ курорта Бахмаро, выше границы леса (около 2500 м над ур. м.), 4 VIII 1980, А. Д. Михеев (LE).

Паратип: Северный Кавказ, Тебердинский заповедник, хр. Муса-Ачитара, альпийский луг по южному склону, 14 VIII 1979, А. Ю. Магулаев. (LE).

Опорный пункт БИН АН СССР,
Пятигорск,
Государственный педагогический институт,
Ставрополь.

Получено 22 X 1986.

УДК 005 : 576.16 : 582.734 (571.6)

Бот. журн., т. 72, № 9

С. Д. Румянцев

НОВЫЙ ВИД РОДА *AGRIMONIA* (*ROSACEAE*) С ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

S. D. RUMYANTSEV. A NEW SPECIES OF THE GENUS *AGRIMONIA* (*ROSACEAE*) FROM THE FAR EAST

Описан новый вид рода *Agrimonia* по материалам с юга Приморского края.

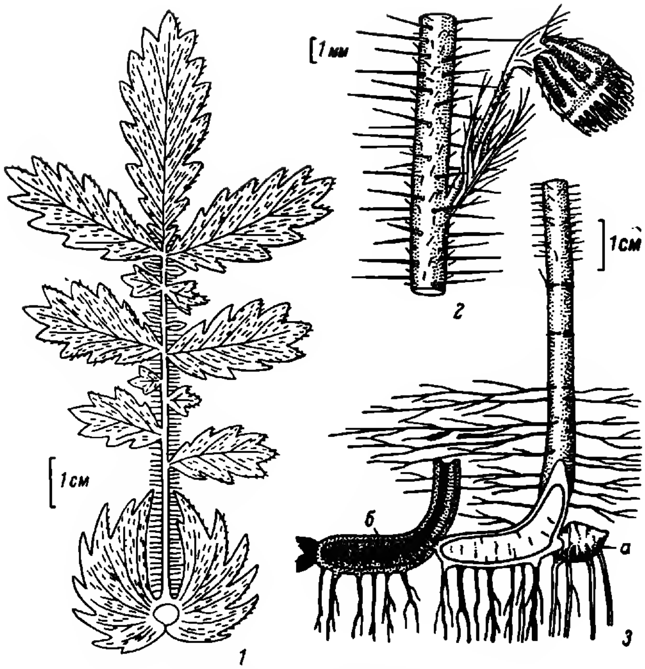
Agrimonia gorovoii Rumjantsev sp. nov. — Planta perennis, rhizomate brevi (vulgo 15—25 mm longo) quotannis redivivo cum rhizomate anni praecedentis emortuo per isthmum angustum conjuncto. Caulis pilis ad 3 mm longis horizontaler patentibus rigidis copiosis vestitus, admixtis pilis simplicibus brevissimis et glandulis, in parte subterranea radicibus adventiciis. Folia vulgo horizontaler patentia, 5—11-foliolata. Petioli rachidesque foliorum pilis ad 3 mm longis patentibus numerosis. Foliola stipulaeque supra pilis longis adscendentibus, subtus canescentia, glandulis amplis numerosis, ad nervos pilis longis tecta. Foliolum terminale petiolulatum, basi cuneatum, usque ad basin grosse crenato-serratum. Stipulae in parte media caulis magnae (saepe foliolia lateralia subaequantes), profunde serratae. Petala ad 6 mm longa. Fructus (cum setis) 5—6×3—4 мм, hypanthio semi-obovato vel obconico, setis erectis vel conniventibus.

Typus: Prov. Primorskij, distr. Chassan, ad septentrionem 1 km a lacu Talmi, pratum graminoso-variiherbosum, 20 VIII 1986, P. G. Gorovoi et S. Rumjantsev (MHA, isotypi — LE, MW, VLA, Herbarium Instituti Chemiae Bioorganicae, Vladivostok).

Affinitas. A proxima *A. coreana* Nakai jam pubescentia peculiari differt; a speciebus ceteris seriei *Pilosae* Skalicky stipulis magnis horizontaler patentibus profunde serratis, caulibus pilis longis horizontaler patentibus copiosis rigidis bene dignoscitur; a speciebus ceriei *Parviflorae* Skalicky rhizomate brevi et petalis longis differt.

Habitat in pratis humidis vel paludosis in districtibus submarinis meridionalibus Orientis Extremi URSS.

Многолетник с коротким (обычно 15—25 мм дл.) ежегодно возобновляющимся корневищем, соединенным узким перешейком с отмершим прошлогодним корневищем. Стебель с густыми, жесткими, горизонтально оттопыренными волосками до 3 мм дл. и с примесью желёзок и очень коротких простых волосков.



Agrimonia gorovoii.

1 — лист сверху, 2 — плод, 3 — подземные органы и нижняя часть стебля (*а* — корневищная почка, *б* — отмершее прошлогоднее корневище).

На подземной части стебля развиваются придаточные корни. Листья обычно горизонтально отстоящие, с 5—11 листочками. Черешки и стержни листьев покрыты многочисленными оттопыренными волосками до 3 мм дл. Листочки и прилистники сверху с несколько оттопыренными длинными волосками, снизу сероватые, с многочисленными крупными желёзками, по жилкам покрыты длинными волосками. Конечные листочки с клиновидными основаниями, на черешочках, до самого основания крупногородчато-пильчатые. Прилистники в средней части стебля крупные (часто почти равные боковым листочкам), глубокопильчатые. Лепестки до 6 мм дл. Плоды (со щетинками) размером 5—6×3—4 мм, с обратнополуяйцевидным или обратноконическим гипантием, с прямостоячими или сходящимися щетинками.

Тип: Приморский край, Хасанский р-н, в 1 км севернее оз. Тальми, заболоченный злаково-разнотравный луг, 20 VIII 1986, П. Г. Горовой и С. Румянцев (МНА, изотипы — LE, MW, VLA, Гербарий Тихоокеанского института биоорганической химии ДВНЦ АН СССР).

Паратипы: Приморский край, Хасанский р-н, в 3 км восточнее пос. Зарубино, на сыром злаково-разнотравном лугу, 26 VIII 1986, С. Румянцев (МНА); Приморский край, Шкотовский р-н, о. Путятин, у оз. Бразениевого, опушка леса из *Quercus mongolica*, 8 VIII 1982, С. С. Харкевич, Т. Г. Буч (VLA).

Родство. От близкородственного вида *A. coreana* Nakai отличается специфическим опушением. От других видов серии *Pilosae* Skalicky хорошо отличается очень крупными горизонтально оттопыренными глубокопильчатыми прилистниками и густыми, жесткими горизонтально оттопыренными длинными волосками на стебле; от видов серии *Parviflorae* Skalicky отличается коротким корневищем и длинными лепестками.

Обитает на сырых или заболоченных лугах в южных приморских районах советского Дальнего Востока.

Вид, вероятно, узкоэндемичен, встречается редко. Мы обнаружили популяции этого вида лишь и двух пунктах Хасанского р-на, указанных выше. На о. Путятин, откуда имеются сборы Харкевича и Буч 8 VIII 1982 (VLA), повторно найти его не удалось. У всех изученных экземпляров, высота которых изменялась от 40 до 150 см, листья, более или менее сближенные в средней части стебля, имели сидячие боковые листочки с 3—7 зубцами с каждой стороны и с клиновидным, часто цельнокрайным основанием. Характерные длинные (обычно рыжеватые) жесткие волоски вполне выражены и у ювенильных особей. Корневищные почки во время цветения растений яйцевидной формы, с заостренной верхушкой. Паренхима корневища рыхлая, легко растрескивающаяся поперек при его сгибании. В природе наш вид, который может произрастать вместе с *A. pilosa* Ledeb., легко отличается своим габитусом. Он характеризуется простым или лишь в соцветии слабоветвистым стеблем (тогда как крупные экземпляры *A. pilosa* всегда сильно ветвятся) и более крупными и интенсивно окрашенными цветками, рыхло расположенными на крепкой оси соцветия (кисти *A. pilosa* обычно плотные).

Главный ботанический сад АН СССР,
Москва.

Получено 17 XI 1986.

УДК 005 : 582.542.1

Бот. журн., т. 72, № 9

Е. Б. Алексеев

ОВСЯНИЦЫ ГРУППЫ *FESTUCA ABYSSINICA* s. l. (*POACEAE*)

E. B. ALEXEEV. FESCUES OF THE *FESTUCA ABYSSINICA* s. l. (*POACEAE*) GROUP

Описаны три новых близких к *Festuca abyssinica* вида из горных районов тропической Африки. Приводятся ключ для определения 9 видов группы *F. abyssinica* s. l., их краткая номенклатурная, экологическая и географическая характеристики.

Обитающие в горах тропической Африки узколистные овсяницы — *F. abyssinica* Hochst. ex A. Rich. — и близкие к этому виду таксоны являются очень сложным объектом для таксономического изучения. Разные систематики различно трактовали эту группу, признавая в ней несколько самостоятельных видов (Richard, 1851; Steudel, 1854), один вид *F. abyssinica* с многочисленными внутривидовыми таксонами (Saint-Yves, 1927a, b, 1929), без разделения на внутривидовые таксоны (Hedberg, 1957) или лишь с двумя разновидностями (Clayton, 1970).

Мы просмотрели многочисленные экземпляры овсяниц группы *F. abyssinica* s. l. в отечественных и зарубежных гербариях, что привело к существенному пересмотру всех высказанных ранее мнений о таксономии этой группы. С одной стороны, очевидно, что все ее таксоны отчетливо обособлены от других африканских овсяниц, близкородственны и сходны друг с другом по целому ряду существенных в систематике рода признаков: узкие метелки часто со скученными колосками, почти целиком перепончатые, широкие колосковые чешуи (рис. 1, *г*, *ж*, *н*, *о*, *т*; 2, *б*, *ж*, *к*), превосходящие, равные или лишь немного уступающие по длине более или менее килеватым нижним цветковым чешуям (рис. 1, *г*, *з*, *н*, *с*; 2 *в*, *л*), голая завязь (рис. 1, *б*, *п*), желобчатые зерновки с длинным линейным семенным рубчиком (рис. 1, *п*), сложенные пластинки листьев с единым (за исключением *F. sudanensis* и *F. hedbergii*) планом расположения склеренхимы (рис. 1, *д*, *к*, *л*, *ф*; 2, *а*, *д*, *и*), на большом протяжении замкнутые влагалища. Примерно одинакова и экология этих овсяниц: все они приурочены преимущественно к каменистым местообитаниям в альпийском горном поясе. С другой стороны, даже при поверхностном изучении материала вызывает возражение признание самостоятельным лишь одного очень изменчивого вида с огромным ареалом от Камеруна, о. Фернандо-По и Анголы на западе до Эфиопии, Кении и Танзании на востоке африканского континента. В частности, у этого «вида» длина пыльников изменчива в очень широких пределах (от 0.6 до 3.5 мм!), что несвойственно ни одному виду рода, весьма разнообразны детали

Различия между видами группы

Признаки	*F. sudanensis*	*F. richardii*	*F. schimperiana*	*F. abyssinica*	*F. acamptophylla*	*F. elgonensis*	*F. rigidiuscula*	*F. camerunensis*	*F. hedbergii*
Влагалища	До 1/3—1/2 замкнутые		Почти доверху замкнутые			До 1/3—1/2 замкнутые	До 1/2—2/3 замкнутые		Почти до основания расщепленные
Пластинки листьев по консистенции	Жесткие	Мягкие, поникающие			Жесткие торчащие или у верхушки загнутые				
Пластинки листьев по бокам	С острыми углами	С тупыми углами или без углов			С острыми углами				
Пластинки листьев на верхушке	Острые	Острые или туповатые	Острые				Тупые		Острые
Пластинки листьев	Гладкие	Гладкие или шероховатые	Гладкие				Гладкие или шероховатые	Гладкие	
Трихомы на верхней стороне пластинок листьев	Б. м. густо расположены	Единичны или отсутствуют							
Проводящие пучки в пластинках листьев, шт	7	(5) 7		7	(5) (7)	5	(5) 7		5
Тяжи склеренхимы под верхним эпидермисом пластинок листьев	Имеются, соединяются с проводящими пучками	Отсутствуют или не соединяются с проводящими пучками							
Метелки, см	16—25	3—20	(3) 5—20	(5) 7—15	7—14	14—20	7—20	6—9	6—14
Колоски	Соломенные	С розоватовым или фиолетовым оттенком, реже зеленые		Соломенные или бледнозеленые	С розоватым или фиолетовым оттенком	Бледнозеленые	С розоватым или фиолетовым оттенком		
Верхняя колосковая чешуя на верхушке	Острая		Острая или туповатая	Острая	Острая или туповатая	Острая	Тупая		Острая
Ости, мм	2—2.5	(1.2) 2—4 (5)	(1) 1.5—4 (7)	0—1 (1.7)	0.8—1.3	1.5—2.5	0.8—2 (4)	0.8—1.5	(0.5) 1—1.7
Пыльники, мм	2.5—3	2—3	0.6—1.2 (1.8)	0.6—1 (1.5)	1.3—1.7 (2)	2.7—3.5	(1.5) 1.8—2.6	0.7—1	2—3

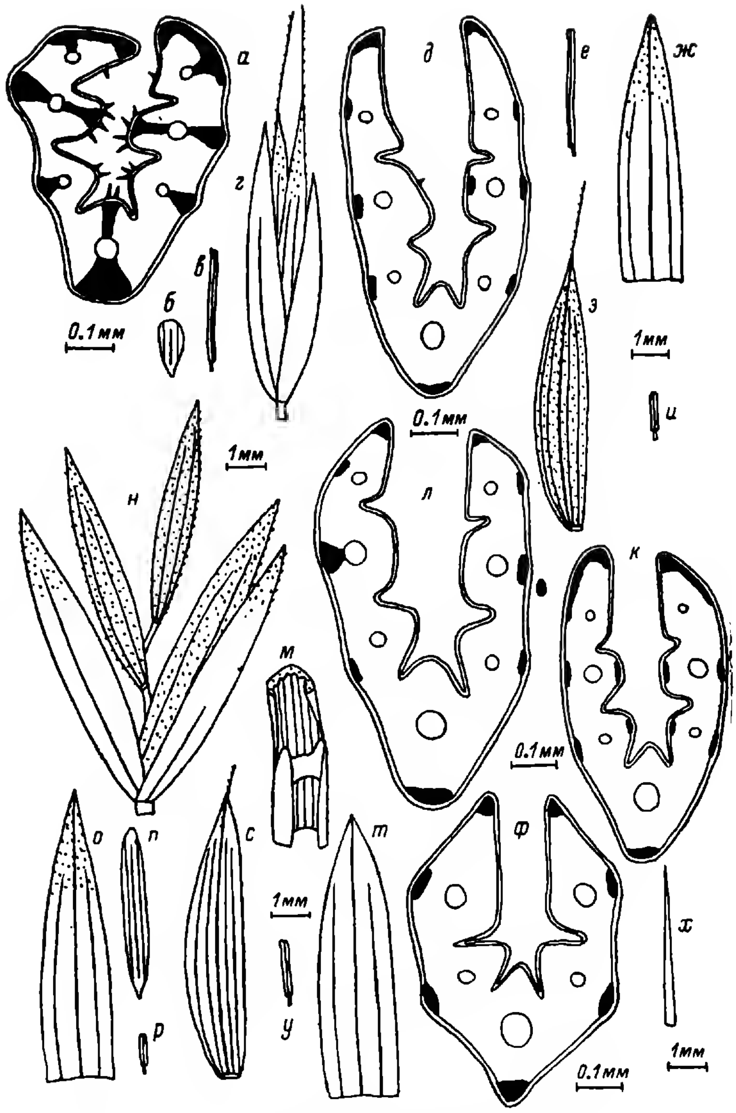


Рис. 1. *Festuca sudanensis* (*а—г*), *F. richardii* (*д, е*), *F. schimperiana* (*ж—к*), *F. abyssinica* (*л—р*), *F. acamptophylla* (*с—х*).

а, д, к, л, ф — пластинки листьев на поперечных срезах; *б* — завязь; *в, е, и, р, у* — тычинки; *г* — колосок; *ж, о, т* — верхние колосковые чешуи; *з, с* — нижние цветковые чешуи; *м* — влагалищно-пластиночное сочленение; *н* — колосок; *п* — зерновка; *х* — пластинка листа на конце.

анатомического строения пластинок листьев, различна длина остей, изменчивы и многие другие признаки. Однако совершенно обоснованные попытки разделения *F. abyssinica* s. l. на несколько таксонов часто оказывались неудачными из-за недостатка материала и слишком ограниченного набора признаков, использованных для разграничения этих таксонов (Richard, 1851; Steudel, 1854; Saint-Yves, 1927a, b, 1929), а нередко вообще они не предпринимались из-за наличия многочисленных переходных по ряду признаков форм (Hedberg, 1957; Clayton, 1970).

Последняя особенность, свойственная целому ряду групп очень близких, но тем не менее самостоятельных видов овсяниц, вынуждает при решении вопросов их систематики расширять набор таксономических признаков в целях поиска по каким-то из них отчетливых гиатусов. В большинстве случаев, как и для видов группы *F. abyssinica* s. l., при наличии достаточно большого материала такие гиатусы удается обнаружить. В недавней публикации (Алексеев, 1986) они позволили выделить в этой группе 6 видов, а затем, после изучения большего числа экземпляров, еще 3, описываемых ниже. Различия между

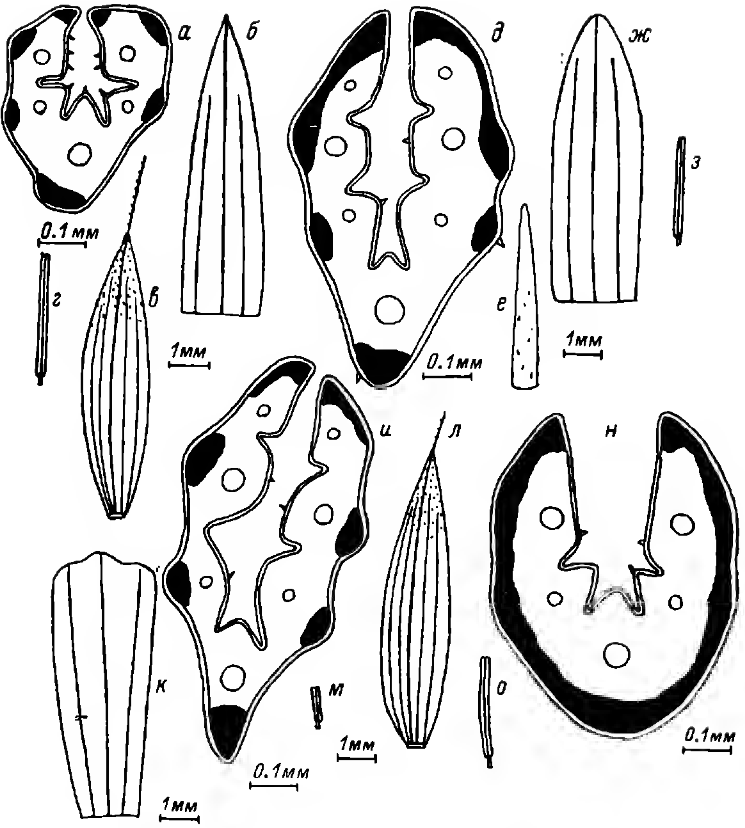


Рис. 2. *Festuca elgonensis* (*а—г*), *F. rigidiuscula* (*д—з*), *F. camerunensis* (*и—м*), *F. hedbergii* (*н*, *о*).
а, *д*, *и*, *н* — пластинки листьев на поперечных срезах; *б*, *ж*, *к* — верхние колосковые чешуи; *в*, *л* — нижние цветковые чешуи; *г*, *з*, *м*, *о* — тычинки; *е* — пластинка листа на конце.

всеми этими видами по наиболее стойким и существенным признакам приводятся в ключе для их определения, а различия по всем использованным нами признакам — в таблице.

Набор этих признаков по сравнению с использованными нами ранее (Алексеев, 1986) расширен. В то же время такой признак, как длина нижней цветковой чешуи, не рассматривается в связи с отсутствием по нему сколько-нибудь заметных различий между большинством видов групины *F. abyssinica* s. l. Значения отдельных признаков уточнены на основе изучения дополнительного материала. В кратком конспекте приводятся сведения о номенклатуре и распространении отдельных видов.

1. Пластинки листьев с расположенной в виде чехла склеренхимой (рис. 2, *н*) . . . . 9. *F. hedbergii.*

+ Пластинки листьев с расположенной в виде отдельных тяжей склеренхимой (рис. 1, *а*, *д*, *к*, *л*, *ф*; 2, *а*, *д*, *и*) . . . . 2.

2. Тяжи склеренхимы с обеих сторон пластинок листьев соединяются по крайней мере с наиболее крупными проводящими пучками. Пластинки листьев сверху покрыты весьма густо расположенными трихомами (рис. 1, *а*) . . . . 1. *F. sudanensis.*

+ Тяжи склеренхимы с обеих сторон или по крайней мере с верхней стороны пластинок листьев не соединяются с проводящими пучками. Пластинки листьев сверху с единичными трихомами или без трихом (рис. 1, *д*, *к*, *л*, *ф*; 2, *а*, *д*, *и*) . . . . 3.

3. Пластинки листьев с 5 проводящими пучками или с 7, но тогда жесткие, торчащие, по бокам остроугольные, с широкими тяжами склеренхимы (рис. 1, *ф*; 2, *а*, *д*, *и*) . . . . 4.

+ Пластинки листьев, как правило, с 7 проводящими пучками, сравнительно мягкие, б. м. поникающие, по бокам с тупыми углами или без углов, с узкими тяжами склеренхимы (рис. 1, *д*, *к*, *л*) . . . . 7.

4. Пыльники 0.7—1 мм дл. (рис. 2, *м*) . . . . 8. *F. camerunensis.*

+ Пыльники 1.3—3.5 мм дл. (рис. 1, *у*; 2, *г*, *з*) . . . . 5.

5. Пластинки листьев на верхушке тупые (рис. 2, *е*), у вегетативных побегов обычно с 7 проводящими пучками, 0.7—0.9 мм в диам. (рис. 2, *д*). Метелки 6—9 см дл., очень узкие, с прижатыми к оси толстоватыми веточками до 4 см дл. и скученными колосками. Верхняя колосковая чешуя на верхушке тупая или туповатая (рис. 2, *ж*). Растение гор Камерун в Западной Африке . . . . 7. *F. rigidiuscula.*

+ Пластинки листьев на верхушке острые (рис. 1, *х*), у вегетативных побегов обычно с 5 проводящими пучками, 0.5—0.7 мм в диам. (рис. 1, *ф*; 2, *а*). Метелки 7—20 см дл., с б. м. отклоненными от оси веточками 3—10 см дл. и расставленными колосками. Верхняя колосковая чешуя на верхушке острая, реже туповатая (рис. 1, *т*; 2, *б*). Растения гор Центральной Африки . . . . 6.

6. Пыльники 1.3—1.7 (2) мм дл. (рис. 1, *у*). Метелки 7—14 см дл. Ости 0.8—1.3 мм дл. (рис. 1, *с*) . . . . 5. *F. acamptophylla.*

+ Пыльники 2.7—3.5 мм дл. (рис. 2, *г*). Метелки 14—20 см дл. Ости 1.5—2.5 мм дл. (рис. 2, *в*) . . . . 6. *F. elgonensis.*

7 (3). Пыльники 0.6—1.2 (1.8) мм дл. (рис. 1, *и*, *р*). Пластинки листьев снизу гладкие. Влагалища листьев вегетативных побегов почти доверху замкнутые . . . . 8.

+ Пыльники 2—3 мм дл. (рис. 1, *е*). Пластинки листьев снизу гладкие или б. м. шероховатые. Влагалища листьев вегетативных побегов до середины замкнутые . . . . 2. *F. richardii.*

8. Колоски с розовато-фиолетовым оттенком, реже зеленые. Верхняя колосковая чешуя на верхушке острая или туповатая (рис. 1, *ж*). Ости (1) 1.5—4 (7) мм дл. (рис. 1, *з*) . . . . 3. *F. schimperiana.*

+ Колоски почти всегда без розовато-фиолетового оттенка, соломенные, реже бледно-зеленые. Верхняя колосковая чешуя на верхушке острая (рис. 1, *н*, *о*). Ости 0—1 (1.7) мм дл. (рис. 1, *н*) . . . . 4. *F. abyssinica.*

1. **F. sudanensis E. Alexeev sp. nov.** (рис. 1, *а*—*г*). — Planta dense caespitosa. Vaginae foliorum innovationum leves, ab basi usque ad 1/3—1/2 integrae, in fibras longitudinales non solutae. Ligulae brevissimae, truncatae, usque ad 0.5 mm lg., eciliatae. Laminae foliorum virides duriusculae, apice acutae, omnes complicatae, 0.6—0.7 mm in diam., usque ad 50 cm lg., 7-nerves, subtus leves, supra 5-costatae, trichomatibus densioribus usque ad 0.05—0.07 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis discretis, crassis, cum nervis saltem majoribus subtus et supra conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves, usque ad 90 cm alti, 2—2.5 mm in diam., 3—4-nodes, nodo superiore nudo, usque ad medium culmi sito. Paniculae angustae, 16—25 cm lg., ramulis scabriusculis, rectis, ramificantibus, usque ad 7 cm lg. Spiculae stramineae, 2—3-florae, 8—9.2 mm lg. Glumae membranaceae, leves, lanceolatae, apice acutae, inferiores uninerves, 6—7.5 mm lg., superiores usque ad 2/3—3/4 3-nerves, 8—9.2 mm lg. Lemmata plus minusve carinata, usque ad 1/4—1/3 scabriuscula, 5-nervia, 7—8.5 mm lg., apice integra, in aristam 2—2.5 mm lg., producta. Paleae apice brevissime bidenticulatae, secus carinas usque ad 1/3 scabrae. Antherae 2.5—3 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis non vidi.

Typus: Sudan, Kippia—Jebel track, Imatong mountains, 9000 ft., in some stretches of mountain meadow, very sparcely, 22 IX 1940, n° 13497, I. G. Myers (K).

Paratypus: Sudan, Imatong mountains, Kippia, in grassland, 8000 ft., 29 XII 1935, n° 1824A, A. S. Thomas (K).

Эндемичный для высокогорий южного Судана вид, легко отличающийся от других видов группы *F. abyssinica* s. l. тяжами склеренхимы, соединяющимися с обеих сторон по крайней мере с крупными проводящими пучками (рис. 1, *а*), а от многих из них, кроме того, гораздо более крупными пыльниками (рис. 1, *г*).

В горной системе, где обитает *F. sudanensis*, не обнаружены другие виды группы *F. abyssinica* s. l.

2. *F. richardii* E. Alexeev, 1986, Бот. журн., 71, 8 : 1109. — *F. abyssinica* subsp. *eu-abyssinica* «f. inter var. *genuinam* et var. *intermediam* ambig.» St.-Yves, 1929, Candollea. 4 : 86. — *F. abyssinica* auct. non Hochst. ex A. Rich.: Hedb., 1957, Symb. Bot. Upsal., 15, 1 : 37, quoad specim. n° 2436, 1133 (p. p.). (Рис. 1, *д*, *е*).

Typus: Abyssinia, auf Ras Gunna, 12 000 ft., 15 XII 1863, n° 1560, W. Schimper (B! isotypi — B! K!).

Эндемик высокогорий Эфиопии и Уганды, где часто произрастает вместе с близким видом *F. schimperiana*. Сходен с ним габитуально, но легко отличается более крупными пыльниками (рис. 1, *е*) и в меньшей степени замкнутыми влагалищами. Помимо типа, изотипов и цитированных ранее (Алексеев, 1986) паратипов, к *F. richardii* относятся приводимые ниже экземпляры.

Ethiopia: Garbicho near Wondo, Sidamo, steep shady bank on brown clay, rock, basalt, 8000 ft., 1 II 1954, n° 5683, H. F. Mooney (K); Gamu Highlands, m. Tola, 13 750 ft., 1968, n° 32, P. M. Mulvany (K); Bale prov., Rira, 20 miles SW Goba, valley bottom near stream, 14 IV 1958, n° 7190, H. F. Mooney (K); Bale prov., Bale Mountain National Park, m. Batu, just below the summit, 4300 m, 31 X 1973, n° 5586, O. Hedberg (K); ibid., between Little Batu camp and the Head quarters, 3550 m, in ericaceous scrub, 4 XI 1973, n° 5690, id. (K). Uganda: Bulambuli, Bigishu, 9000 ft., rough pasture, 4 IX 1932, n° 516, A. S. Thomas (K); Muhavura, Kigezi, 10000 ft., alpine grassland, 21 XII 1933, n° 1133, id. (K); m. Mgahinga, Kigezi, 11 200 ft., grassland at summit, 24 VIII 1938, n° 2436, id. (K).

Признаки цитированных экземпляров позволяют сделать уточнения к оригинальному описанию *F. richardii* (Алексеев, 1986): метелки 3—20 (а не 3—12) см, нижние цветковые чешуи 6—8 (а не 6—7.2) мм, ости (1.2) 2—4 (4.5) (а не 2—4) мм дл. Эти уточнения, однако, не касаются признаков, по которым *F. richardii* отличается от других видов группы *F. abyssinica* s. l.

3. *F. schimperiana* A. Rich., 1851, Tent. Fl. Abyss., 2 : 433. — *F. simensis* var. *lucidior* Hochst. ex A. Rich., 1851, l. c.: 433, nom. invalid. (pro syn. *F. schimperiana*). — *F. restituta* Steud., 1854, Syn. Pl. Glum., 1 : 314, nom. superfl. (=*F. schimperiana*), quoad pl., excl. descr. — *F. rigidula* Steud., 1854, l. c.: 314. — *F. abyssinica* subsp. *eu-abyssinica* var. *schimperiana* (A. Rich.) St.-Yves, 1927a, Rev. Bret. Bot., 2 (Claves Anal. Festuc.): 75. — *F. abyssinica* subsp. *eu-abyssinica* var. *intermedia* St.-Yves., 1927a, l. c.: 75. — *F. abyssinica* subsp. *eu-abyssinica* var. *keniana* St.-Yves, 1927b, Notizbl. Bot. Gart. Berlin, 9, 90 : 1133. — *F. abyssinica* subsp. *eu-abyssinica* var. *intermedia* f. *dasyphylla* St.-Yves, 1929, l. c.: 85, nom. nud. — *F. abyssinica* subsp. *eu-abyssinica* var. *intermedia* f. *setifolia* St.-Yves, 1929, l. c.: 86. — *F. abyssinica* auct. non Hochst. ex A. Rich.: Hedb., 1957, l. c.: 37, quoad specim. n° 2964, 2083, 763, 764, 1478, 1482, 1133 (p. p.), 414, 503, 2723, 884, 2272, 2413, 2455, 1296, 1316b, 1366, 1751, 1862, 1184, 1259, 2367; Clayton, 1970, Fl. Trop. Afr. Gram., 1 : 60, quoad specim. n° 1478, 1862, 1384, 1316b, 2413, 1286 et typum *F. rigidula*. (Рис. 1, *ж—к*).

Typus: Schimperi iter Abyssinicum, sect. 2, Demerk, 9 VIII 1838, n° 1384 (P; isotypi — B, 2 specim.!).

Наиболее обычный и часто встречающийся вид группы *F. abyssinica* s. l., нередко произрастающий совместно с другими близкими видами этой группы (*F. richardii*, *F. abyssinica* и др.). Распространен в высокогорьях Эфиопии, Уганды, Кении, Танзании, Руанды, Бурунди, запада Заира, Малави, Зимбабве и Мозамбика. Изолированные от основного ареала наиболее западные местонахождения — в Камеруне и на о. Фернандо-По. По ряду признаков, особенно по высоте стеблей, длине метелок, колосков, чешуй и остей, этот вид весьма изменчив, что в данном случае не имеет существенного таксономического значения. К наиболее мелким экземплярам *F. schimperiana* принадлежат изотипы вида, а к наиболее крупным — лектотип (UPS!), изолектотипы (B! K!) var. *keniana* (Svenska Kenia — m. Aberdare Exp. 1921—1922, Kenia occid., regio bambusina superior, in graminosis, 2800 m, 30 I 1922, n° 1296, Fries) и другие синтипы этой разновидности. Тип *F. rigidula* и var. *intermedia* (Abyssinia, leg. W. Schimper — P; K —

photo.!) по величине метелок, колосков и нижних цветковых чешуй занимает промежуточное положение между типами *F. schimperiana* и var. *keniana*.

4. *F. abyssinica* Hochst. ex A. Rich., 1851, l. c.: 432; St.-Yves, 1927a, l. c.: 75, s. str.; id. 1927b, l. c.: 1112, s. str.; id. 1929, l. c.: 80, s. str.; Hedb., 1957, l. c.: 37, quoad specim. n° 382, 4893; Clayton, 1970, l. c.: 60, quoad specim. n° 410, 835, 4893, 2630 et typum *F. gelida*. — *F. abyssinica* var. *acuta* Rendle, 1899, Cat. Afr. Pd. Welw., 2 : 255. — *F. gelida* Chiov., 1907, An. Bot. Roma, 6: 147. — *F. abyssinica* subsp. *eu-abyssinica* var. *genuina* f. *aristulata* St.-Yves, 1929, l. c.: 84. — *Koeleria afromontana* Jac.-Fel., 1962, Gram. Afr. Trop.: 186, nom. nud. (Рис. 1, *л—р*).

Typus: Schimperi iter Abyssinicum, sect. 2, pl. Adoënsis, in regione superiore m. Scholoda, 26 X 1837, n° 410 (P; isotypi — B, 2 specim.! K! LE, 5 specim.!).

Этот высокогорный вид распространен почти столь же широко, как и предыдущий, и в Эфиопии, Кении, Уганде, Танзании и Заире нередко произрастает вместе с ним. Однако крайние пределы ареалов *F. abyssinica* и *F. schimperiana* различны: в Судане и Анголе обнаружен лишь первый вид, а в Зимбабве, Мозамбике и на о. Фернандо-По, где встречается *F. schimperiana*, он не найден. Морфологические признаки у *F. abyssinica* более константны, чем у *F. schimperiana*: первый вид в общем легко узнается даже внешне по скученным колоскам без розовато-фиолетового оттенка и безостым или очень короткоостистым нижним цветковым чешуям (рис. 1, *н*).

5. *F. acamptophylla* (St.-Yves) E. Alexeev, 1986, l. c.: 1113. — *F. abyssinica* subsp. *acamptophylla* St.-Yves, 1927a, l. c.: 75, excl. var. *supina* et hab. «Cameroun»; id. 1927b, l. c.: 1132, excl. var. *supina*; id. 1929, l. c.: 89, excl. var. *supina* s. str. et hab. «Cameroun». — *F. abyssinica* subsp. *acamptophylla* var. *supina* f. *intermedia* St.-Yves. 1929, l. c.: 91, nom. illeg. (non *F. abyssinica* var. *intermedia* St.-Yves, 1927a, l. c.: 75). — *F. abyssinica* auct. non Hochst. ex A. Rich.: Hedb., 1957, l. c.: 37, quoad specim. n° 1206; Clayton, 1970, l. c.: 60, quoad specim. n° 1382, 4845, 1206, 2435. (Рис. 1, *с—х*).

Lectotypus: Kilimanjaro, in der Himosckenchz, 2800 m, 6 X 1893, n° 1206, G. Volkens (B!) (Hedberg, 1957 : 37).

Эндемичный для высокогорий Килиманджаро вид.

6. **F. elgonensis E. Alexeev sp. nov.** (рис. 2, *а—г*). — Planta dense caespitosa. Vaginae foliorum innovationum leves, ab basi us ue ad 1/3—1/2 integrae, in fibras longitudinales non solutae. Ligulae brevissimmae, truncatae, usque ad 0.5 mm lg., eciliatae. Laminae foliorum virides, duriusculae, apico acutae, curvulae, omnes complicatae, acute angulatae, 0.5—0.55 mm in diam., usque ad 30—40 cm lg., 5-nerves, subtus leves, supra 3-costatae, trichomatibus sparsis usque ad 0.05 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis discretis, crassis, cum nervis non conjunctis, rarius cum nervis majoribus lateralibus subtus conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves, usque ad 70 cm alti, 2—3-nodes, nodis vulgo occultatis, basi approximatis. Paniculae angustae, 14—20 cm lg., ramulis scabriusculis, rectis, ramificantibus, usque ad 3—10 cm lg. Spiculae pallide virides, 3—5-florae, 9—10 mm lg. Glumae membranaceae, leves, lanceolatae vel late lanceolatae, apice acutae, inferiores uninerves, 6—7.5 mm lg., superiores usque ad 3/4 3-nerves, 7.5—8.5 mm lg. Lemmata plus minusve carinata, usque ad 1/3 scabra, 5-nervia, 6.5—8 mm lg., apice integravel brevissime bidenticulata, in aristam, 1.5—2.5 mm lg. producta. Paleae apice brevissime bidenticulatae, secus carinas usque ad 1/3 scabrae. Antherae 2.7—3.5 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis paleis adhaerens, ventre profunde excavata, macula hilari caryopsidi fere aequali.

Typus: Uganda, Elgon, Madangi, 10 000 ft., alpine meadow, dominant on lower level near forest zone, 6 IX 1932, n° 644, A. S. Thomas (K, cum. *F. pilgeri* St.-Yves).

Paratypus: Sudan, prov. Equatoria, district Torit, 3°57′ N, 32°54′ E, 3180 m, Summit m. Kinyet, mountain top, sclerophyllous vegetation, 15 XI 1949, n° 939, J. K. Jackson (K).

По ряду признаков, особенно по анатомическому строению пластинок листьев (рис. 2, *а*), этот вид сходен с предыдущим, но имеет значительно более крупные пыльники (рис. 2, *г*) и обособлен от него географически.

7. *F. rigidiuscula* E. Alexeev, 1986, l. c.: 1111. — *F. abyssinica* subsp. *acamptophylla* St.-Yves, 1927a, l. c.: 75, quoad hab. «Cameroun», non s. str.; id. 1929, l. c.: 89, quoad hab. «Cameroun», non s. str. (Рис. 2, *д—з*).

Typus: Kameroun, 3000 m, 13 II 1891, n° 797, Preuss (B!).

Эндемик горной системы Камерун в западной Африке, где встречается вместе с близкими видами *F. abyssinica*, *F. schimperiana* и *F. camerunensis*, от которых хорошо отличается морфологически.

8. **F. camerunensis E. Alexeev sp. nov.** (рис. 2, *и—м*). — Planta dense caespitosa. Vaginae foliorum innovationum leves, a basi usque ad 1/2—2/3 integrae, in fibras longitudinales non solutae, foliorum culmeorum incrassatae. Ligulae brevissimae, truncatae, 0.2—0.5 mm lg., ciliolatae. Laminae foliorum atrovirides, duriusculae, strictae, omnes complicatae, acute angulatae, 0.6—1 mm in diam., 5—20 cm lg., apice obtusae, (5) 7-nerves, subtus levissimae, supra 3—5-costatae, trichomatibus sparsissimis 0.02—0.04 mm lg., fasciculis sclerenchymaticis discretis, cum nervis non conjunctis instructae, cellulis bulliformibus destitutae. Culmi leves, 15—35 cm alti, usque ad 1.5—2 mm in diam., binodes, nodis vulgo occultatis, nodo superiore haud ultra 1/4 culmi sito. Paniculae angustissimae, 6—9 cm lg., ramulis levibus, appressis, crassis, plus minusve ramificantibus, usque ad 4 cm lg. Spiculae violaceo-variegatae, 2—4-florae, lanceolatae, aggregatae, 9—10 mm lg. Glumae membranaceae, leves, inferiores lanceolatae, apice acutae, usque ad 1/4—2/3 3-nerves, 5.2—5.7 mm lg., superiores late lanceolatae, apice obtusae vel obtusiusculae, vulgo obtuse 3-dentatae, usque ad apicem 3-nerves, 6.5—7 mm lg., Lemmata carinata, usque ad 1/3 scabriuscula, 5-nervia, 7.5—8 mm lg., apice integra, in aristam 0.8—1.5 mm lg. producta. Paleae apice brevissime bidenticulatae, secus carinas usque ad 1/3 scabrae. Antherae 0.7—1 mm lg. Ovarium glabrum. Caryopsis paleis adhaerens, ventre profunde excavata, macula hilari caryopsidi fere aequali.

Typus: Cameroons mountains, between Hut 2 and summit, 11 000—13 000 ft., 12 I 1932, n° 33, M. Stelle (K).

Paratypi: Cemaroons mountains: 12 700 ft., base rocky ground, 12 XI 1927, n° 197A, H. Megeoil (K); Oberhalb Buea, Grassland-Region, uber dem Walde, 3900 m, 23 XII 1928, n° 10 911, J. Mildbraed (K); Hut 3, 12 500 ft., crevices of lava rock, n° C13, J. H. Hinds (K).

Габитуально, по анатомическому строению пластинок листьен (рис. 2, *и*) и многим другим признанам этот вид не отличается от предыдущего, произрастает совместно с ним. Единственным надежным отличием *F. camerunensis* от *F. rigidiuscula* является длина пыльников (рис. 2, *м*), по которой между этими видами существует отчетливый гиатус.

9. *F. hedbergii* E. Alexeev, 1986, l. c.: 1113. — *F. abyssinica* subsp. *acamptophylla* var. *supina* Pilg. ex St.-Yves, 1927b, l. c.: 1333; id. 1929, l. c.: 90, excl. f. *intermedia*; Clayton, 1970, l. c.: 60. — *F. pilgeri* subsp. *supina* (Pilg. ex St.-Yves) Hedb., 1957, l. c.: 37. (Рис. 2, *н*, *о*).

Lectotypus: Kilimanjaro, 3700 m, 23 X 1901, n° 1129, C. Uhlig (B!) (Алексеев, 1986 : 1113).

Эндемик Килиманджаро, легко отличающийся от всех видов группы *F. abyssinica* s. l. склеренхимой, расположенной в виде чехла (а не отдельных тяжей).

Таким образом, многие из девяти видов группы *F. abyssinica* s. l. имеют достаточно стойкие морфологические различия, но не обособлены друг от друга (по крайней мере в отдельных частях ареалов) ни географически, ни экологически; нередко произрастают совместно. Не исключено, что в случае совместного произрастания эти виды, как и ряд других симпатрических видов овсяниц (например, евразиатские виды группы *F. valesiaca* Gaud. s. l.), имеют разный суточный ритм цветения, что приводит к их репродуктивной изоляции. Однако для выявления такой изоляции необходимо специальное изучение видов группы *F. abyssinica* s. l. в природной обстановке.

ЛИТЕРАТУРА

Алексеев Е. Б. Новые узколистные овсяницы (*Festuca*, *Poaceae*) тропической и южной Африки. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 8, с. 1109—1117. — *Clayton W. D.* Flora of tropical East Africa. Gramineae. 1. London, 1970. 177 p. — *Hedberg O.* Afroalpine vascular plants. — Symb.

Bot. Upsal., 1957, vol. 15, N 1, p. 5—411. — *Richard A*. Tentamen florae Abyssinicae. Vol. 2. Parisiis, 1851. 518 p. — *Saint-Yves A*. Tentamen. Claves analyticae *Festucarum* veteris orbis (Subgen. *Eu-Festucarum*) ad subspecies, multa varietates et nonnulas subvarietates usque ducentes. — Rev. Breton. Bot., 1927a, t. 2, p. 1—124. — *Saint-Yves A*. *Festuca*. — In: Fries R. E., Fries Th. C. E. Beiträge zur Kenntnis der Flora des Kenya, Mt. Aberdare und Mt. Elgon IX. — Notizbl. Bot. Gart. Berlin, 1927b, Bd 9, Hf 20, S. 1130—1134. — *Saint-Yves A*. Contribution á l'étude des *Festuca* (subgen. *Eu-Festuca*) de l'Afrique, Australe et de l'Oceanie. — Candollea, 1929, vol. 4, p. 65—129. — *Steudel E*. Synopsis plantarum glumacearum. Vol. 1, fasc. 3. Stuttgartiae, 1854, p. 161—340.

Московский государственный университет.

Получено 27 I 1987.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 632.071 (22)

А. П. Петров, С. В. Погорелов

К МЕТОДИКЕ ОКРАШИВАНИЯ ЗРЕЛОЙ ПЫЛЬЦЫ ГАЛЛОЦИАНИНОМ

A. P. PETROV, S. V. POGORELOV.
ON THE MATURE POLLEN STAINING USING HALLOCYANINE

Предложен метод окрашивания зрелой пыльцы галлоцианин-хромовыми квасцами.

Внутреннее строение зрелой пыльцы растений и особенно определение ее фертильности представляют большой интерес для ботаников, экологов, генетиков и селекционеров.

Существует несколько методов определения фертильности пыльцы с помощью ядерных красителей. Однако они не универсальны, некоторые из них сложны в применении и не всегда дают надежные результаты.

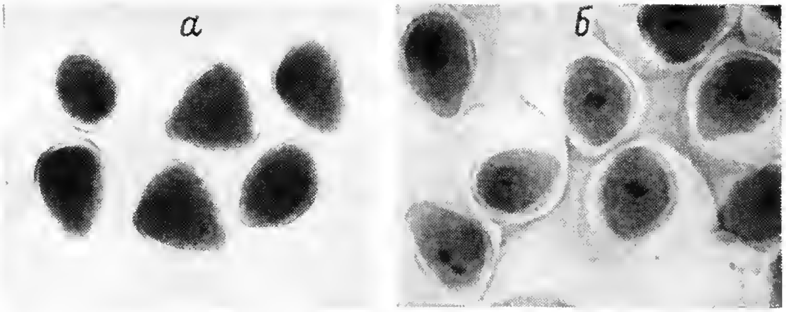
При поиске растений — индикаторов загрязнения окружающей среды во многих экологических и генетико-селекционных исследованиях часто приходится определять фертильность пыльцы нескольких видов растений, относящихся к разным семействам. В период массового цветения необходимо бывает изготовлять большие партии препаратов, а анализ их откладывать на более поздние сроки. Для этих целей нужен простой, надежный и достаточно универсальный метод окраски пыльцы, позволяющий проводить всевозможные сравнения.

Применение окраски галлоцианин-хромовыми квасцами (Einarson, 1951; Пирс, 1962) показало, что генеративные ядра в пыльцевых зернах окрашиваются довольно интенсивно. Одновременно, хотя и менее интенсивно, окрашивается цитоплазма. Поэтому вегетативные ядра либо плохо видны, либо не видны вовсе (см. рисунок, *а*). Визуализация вегетативных ядер не улучшалась после уменьшения продолжительности окрашивания. Оказалось, что уменьшить степень окрашивания цитоплазмы можно с помощью предварительного гидролиза препаратов в растворе соляной кислоты в течение 5 мин (см. рисунок, *б*).

Окрашивание галлоцианин-хромовыми квасцами (ГХК) нуклеиновых кислот не строго специфично (Einarson, 1951; Зандриттер и др., 1969). Одинаковые и положительные результаты проведенной ШИК-реакции (Виноградов, 1971) для вариантов с гидролизом и без гидролиза позволили отбросить гипотезу об углеводной природе вещества, окрашивающегося ГХК и препятствующего визуализации вегетативных ядер. Это вещество, вероятнее всего, — РНК. Известно, что РНК экстрагируется из клеток при воздействии на них соляной кислоты (Пирс, 1962; Луппа, 1980).

Для ускорения процесса окрашивания с помощью ГХК, правда, с возрастанием неспецифичности, его рекомендуют проводить при 44—56 °С (Луппа, 1980). Наш опыт показал, что окраска ГХК при 40—45 °С в течение 3—5 ч дает почти такие же результаты, как и окраска в течение 48 ч при комнатной температуре.

Для подтверждения универсальности предлагаемого способа были взяты 70 видов растений, принадлежащих к 31 семейству: *Aceraceae*, *Amaryllidaceae*, *Asteraceae*, *Btynontaceae*, *Brassicaceae*, *Cactaceae*, *Caprifoliaceae*, *Caryophyllaceae*, *Convolvulaceae*, *Cornaceae*, *Euphorbiaceae*, *Fabaceae*, *Hippocastanaceae*, *Hydrangeaceae*, *Iridaceae*, *Juglandaceae*, *Lamiaceae*, *Liliaceae*, *Magnoliaceae*, *Moraceae*, *Oleaceae*, *Papaveraceae*, *Plantaginaceae*, *Poaceae*, *Ranunculaceae*, *Resedaceae*, *Rosaceae*, *Rutaceae*, *Saxifragaceae*, *Scrophulariaceae*, *Solanaceae*. Растения были



Зрелая пыльца *Padus racemosa*.

а — окрашивание галлоцианином, по Эйнарсону (Einarson, 1951); *б* — то же, но с предварительным гидролизом в соляной кислоте. Хорошо видны оба ядра.

собраны в природе без всякого выбора. Окраску проводили при 40—45 °С в течение 3—5 ч. Препараты заключали в канадский бальзам. У всех видов в пыльце надежно выявлялись все ядра.

ЛИТЕРАТУРА

Виноградов В. В. Углеводные соединения. — В кн.: Принципы и методы гисто-цитохимического анализа в патологии. М.: Медицина, 1971, с. 63—64. — *Луппа Х.* Основы гистохимии. М.: Мир, 1980. 343 с. — *Пирс Э.* Гистохимия. М.: Изд-во иностр. лит., 1962. 962 с. — *Зандриттер В., Кифер Г., Рик В.* Галлоцианин-хромовые квасцы. — В кн.: Введение в количественную гистохимию. М.: Мир, 1969, с. 240—264. — *Einarson L.* On the theory of gallocyanin chromoalum staining and its application for quantitative estimation of basophilia. A selective staining of exquisite progressivity. — Acta Pathol. Microbiol. Scand., 1951, vol. 28, p. 82—102.

Донецкий государственный университет.

Получено 30 IX 1985.

ЧИСЛА ХРОМОСОМ

УДК 576.316.7 : 582.41.9 : 582.572.2

М. Т. Давлианидзе, И. Г. Левичев

ЧИСЛА ХРОМОСОМ ВИДОВ РОДА *GAGEA* (*LILIACEAE*) ИЗ СРЕДНЕЙ АЗИИ

M. T. DAVLIANIDZE, I. G. LEVICHEV.
CHROMOSOME NUMBERS IN SPECIES OF THE GENUS *GAGEA* (*LILIACEAE*) FROM CENTRAL ASIA

Gagea aberrans Levichev, **2n**=24. Алайский хребет, Шахимердан, Левичев, 1982 г., кол. № 143.[1]

G. caelestis var. *exinata* Levichev, **2n**=24. Чаткальский заповедник, Сары-Челак, Левичев, 1979 г., кол. № 100а.

G. calantha Levichev, **2n**=24. Западный Тянь-Шань, западная часть Чаткальского хребта, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1979 г., кол. № 65а.

G. calyptrifolia Levichev, **2n**=48. Западный Тянь-Шань, Чаткальский заповедник, Майданталь, устье Зиндон-сая, Левичев, 1979 г., кол. № 108б; там же, Серкели-сай, Левичев, 1982 г., кол. № 309.

G. carinata Levichev, **2n**=18. Алайский хребет, Шахимердан, Левичев, 1982 г., кол. № 109.

G. chomutovae (Pasch.) Pasch., **2n**=18. Западный Тянь-Шань, западная часть Чаткальского хребта, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1979 г., кол. № 79б.

G. davlianidze Levichev, **2n**=24. Западный Тянь-Шань, Чаткальский хребет, Сары-Челак, Левичев, 1979 г., кол. № 100б.

G. ferganica Levichev, **2n**=18. Отроги Алайского хребта, Сары-Тау, Левичев, 1982 г., кол. № 175.

G. glaucescens Levichev, **2n**=24. Западный Тянь-Шань, западная часть Чаткальского хребта, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1979 г., кол. № 69а.

G. heteroantha Levichev, **2n**=24. Западный Тянь-Шань, западная часть Чаткальского хребта, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1979 г., кол. № 130а.

G. juniperina Levichev, **2n**=24. Алайский хребет, Шахимердан, Левичев, 1982 г., кол. № 31.

G. kamelinii Levichev, **2n**=36. Западный Тянь-Шань, западная часть Чаткальского хребта, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1979 г., кол. № 87а.

G. minutiflora Regel, **2n**=24. Западный Тянь-Шань, Чаткальский горно-лесной заповедник, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1979 г., кол. № 67б.

G. ova Stapf, **2n**=48. Западный Тянь-Шань, Чаткальский горно-лесной заповедник, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1979 г., кол. № 87б.

G. paniculata Levichev, **2n**=24. Западный Тянь-Шань, Чаткальский горно-лесной заповедник, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1979 г., кол. № 29.

G. popovii Vved., **2n**=24. Западный Тянь-Шань, Чаткальский горно-лесной заповедник, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1979 г., кол. № 105а.

G. praemixta Vved., **2n**=24. Западный Тянь-Шань, Чаткальский горно-лесной заповедник, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1979 г., кол. № 99б.

G. pratensis (Pers.) Dumort., **2n**=48. Будапешт, Левичев, 1979 г., кол. № 91.

G. protraeta Levichev, **2n**=24. Алайский хребет, Шахимердан, Левичев, 1982 г., кол. № 100.

---

[1] Коллекционные образцы хранятся в Ботаническом институте в Ташкенте.

G. schachimardanica Levichev, 2n=18. Алайский хребет, Шахимердан, Левичев, 1982 г., кол. № 27.

G. subtillis Vved., 2n=24. Заалайский хребет, Гуралаш-сай, Левичев, 1978 г., кол. № 97а, б.

G. subtillis subsp. *carvum* Levichev, 2n=24. Алайский хребет, Шахимердан, Левичев, 1982 г., кол. № 57.

G. tenera Pash., 2n=36. Западный Тянь-Шань, Чаткальский горно-лесной заповедник, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1979 г., кол. № 103а.

G. turkestanica Pasch., 2n=24. Западный Тянь-Шань, Чаткальский горнолесной заповедник, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1979 г., кол. № 1а, б.

G. vegeta Vved., 2n=60. Западный Тянь-Шань, Чаткальский горно-лесной заповедник, Баш-Кызыл-сай, Левичев, 1982 г., кол. № 74.

Институт ботаники АН ГССР,
Тбилиси.
Институт ботаники АН УзССР,
Ташкент.

Получено 23 XII 1985.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941 : 002.01 : 582 (4+5) (571.6)

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич, ред. Н. Н. Цвелев. Т. 1. — Л.: Наука, 1985. 398 с. Т. 2000 экз. Ц. 5 р. 30 к.

V. V. PISSJAUKOVA, D. V. GELTMAN.

(*A REVIEW*). VASCULAR PLANTS OF THE SOVIET FAR EAST. VOL. 1. 1985

Первый том «Сосудистых растений советского Дальнего Востока» открывает фундаментальную флористическую сводку, потребность в которой давно ощущается. Несмотря на наличие классической работы В. Л. Комарова, Е. Н. Клобуковой-Алисовой (1931—1932), ряда региональных дальневосточных «Флор» и «Определителей», а также обобщающих работ В. Н. Ворошилова (1966, 1982, 1985), до сих пор не предпринималась попытка инвентаризации флоры всех дальневосточных областей и краев в их административных границах. Кроме того, требует осмысления и анализа обширный гербарный материал, собранный в последние годы (часто из малоисследованных или вообще не исследованных районов), особенно благодаря экспедициям Биолого-почвенного института ДВО АН СССР.

В первом томе, как это обычно принято, помещена общая часть, где приводятся краткая история изучения флоры советского Дальнего Востока (СДВ), общие принципы и план построения сводки, обзор системы, принятой в издании, списки главнейшей флористической и вспомогательной литературы, обзор флористических районов СДВ. Естественно, что в рецензии, посвященной первому тому, мы рассмотрим в основном общие принципы построения издания.

В целом рецензируемая работа построена по традиционному для подобных изданий плану. Для семейств и родов приведены их краткие характеристики, в основном касающиеся распространения и числа охватываемых ими таксонов, ключи для определения родов и видов соответственно, важнейшая таксономическая литература. В некоторых родах выделены и кратко охарактеризованы подроды, секции и подсекции. Характеристика вида включает латинское и русское названия, основные синонимы, достаточно краткое, но, как показывают конкретные обработки, информативное морфологическое описание, сведения о распространении на территории СДВ и общем ареале, экологическую характеристику, месяцы спороношения, цветения, семя- и плодоношения, краткие сведения о возможностях использования и задачах охраны, указание на географическую область, из которой описан вид. Подробные сведения о типе вида даются только в том случае, если он описан с территории СДВ. Данные о числах хромосом приводятся только в том случае, если они определены с рассматриваемой территории. Такие «территориальные» ограничения вполне оправданны, так как достоинство региональной сводки состоит в первую очередь в том, чтобы дать точные и проверенные сведения по «своей» территории. Для ряда видов приводятся также необходимые примечания.

Большое достоинство рецензируемого издания — точечные карты распространения всех видов на территории СДВ, составленные на основании данных четырех Гербариев, в которых наиболее полно представлены материалы о растениях региона: Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, Главного ботанического сада АН СССР, Московского государственного университета, Биолого-почвенного института ДВНЦ АН СССР. Хочется выразить уверенность, что авторы сводки и далее обязательно будут просматривать фонды всех перечисленных гербариев.

В целом план построения издания удачен и может вполне служить образцом для современных крупных региональных «Флор». Однако, по нашему мнению, в описаниях семейств и родов стоило бы не ограничиваться указанием только на жизненные формы, а дать хотя бы краткие морфологические характеристики, несколько сократив географические данные.

Более подробно стоит остановиться на схеме районирования. Районы, принятые для указания распространения растений, названы флористическими. Однако если границы одних совпадают с границами фитохорионов, установленными в специальных работах (например, границы Чукотского района), то пределы других не всегда определялись флористическими признаками. Это в еще большей мере относится к границам подрайонов. Иными словами, предложенную схему вряд ли можно считать вполне естественным флористическим районированием СДВ, это совершенно понятно, так как для указания распространения растений схемы последовательного флористического районирования не всегда бывают удобны. Поэтому во избежание путаницы районы, принятые в сводке, лучше было назвать районами флоры СДВ, а не флористическими районами.

Специальное содержание тома открывают ключи для определения отделов и ключи для определения семейств в пределах отделов. В отделе покрытосеменных ключ служит для определения классов, подклассов и семейств. К сожалению стремление ввести в ключ подклассы излишне его усложнило. В начальных тезах и антитезах оказались признаки, которые невозможно выявить при обычной работе по определению растений, например: «устьица с 2 побочными клетками, пыльцевые зерна однобороздные — устьица без побочных клеток, пыльцевые зерна трехбороздные» (с. 26, ступень 3). Очевидно, лучше было бы пойти по традиционному пути построения ключа для определения семейств, который хотя и не отражает детали системы покрытосеменных, но удобен в практической работе. Есть неудачные сочетания признаков и на других ступенях ключа, например: «растения болотные — растения водные» (с. 34, ступень 123). При использовании гербарного материала такой признак явно «не работает».

В первый том вошли обработки отдела *Lycopodiophyta* (С. С. Харкевич), семейств *Juncaceae* (В. С. Новиков) и *Poaceae* (Н. С. Пробатова). Не являясь специалистами по этим группам, мы не можем дать их квалифицированный анализ. Но выборочное знакомство с ключами для определения, примечаниями и т. п. оставляет благоприятное впечатление. Хочется также отметить хорошее качество оригинальных рисунков, выполненных Н. Н. Качурой, удачное типографское оформление текста, немногочисленность опечаток.

Дальневосточными ботаниками начата важная, нужная и крайне сложная работа. Отдельные недостатки, о которых говорилось выше, не снижают в целом очень хорошего впечатления о первом томе. Хочется пожелать дальневосточным коллегам дальнейших успехов в работе над этим изданием и выразить уверенность, что оно будет завершено в оптимальные для читателей сроки.

ЛИТЕРАТУРА

Комаров В. Л., Клобукова-Алисова Е. Н. Определитель растений Дальневосточного края. Т. 1, 2. Л.: Изд-во АН СССР, 1931—1932. 1175 с. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Ворошилов В. Н.* Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 672 с. — *Ворошилов В. Н.* Список сосудистых растений советского Дальнего Востока. — В кн.: Флористические исследования в разных районах СССР. М.: Наука, 1985, с. 139—200.

В. В. Нисьяукова, Д. В. Гельтман.

Ленинградский государственный
педагогический институт,
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 XII 1986.

УДК 019.941 : 002.01 : 581.524 Бот. журн., т. 72, № 9

Ю. С. Прозоров. Закономерности развития, классификация и использование болотных биогеоценозов. — М.: Наука, 1985. 209 с. Т. 650. Ц. 2 р. 40 к.

V. D. LOPATIN. *Yu. S. PROZOROV.* PATTERNS OF DEVELOPMENT, CLASSIFICATION AND UTILIZATION OF MIRE BIOGEOCOENOSES. 1985

Природа советского Дальнего Востока отличается неповторимым своеобразием. Для растительного покрова и животного мира характерна смесь северных и южных элементов, что находит свое объяснение в истории развития данного региона и особенностях климата. Первая половина лета засушливая, вторая — крайне влажная, с ливнями и наводнениями; суровая малоснежная зима. Все это определяет оригинальность строения и развития болот.

Как можно видеть из книги Ю. С. Прозорова, болота юга Дальнего Востока настолько необычны, что едва ли имеют аналоги где-либо еще на земном шаре. Большая глубина промерзания (от 60 до 100 см и более) и длительная сезонная мерзлота обусловливают и поддерживают существование местами сохранившихся здесь бугристых болот, основная область распространения которых находится на 25° севернее. Засухи, обычные в первой половине лета, приводят к высыханию верхних горизонтов торфяных залежей и повышению вероятности возникновения пожаров, часто имеющих место в это время. Следы пожаров характерны для торфяных залежей многих болот. Большие различия в ходе оттаивания повышений микрорельефа и мочажин, по-видимому, обусловливают бóльшую гетеротрофность болотных комплексов, чем на болотах европейского Севера СССР и Западной Сибири. Поэтому выделение здесь гетеротрофных болот более или менее оправданно. Длительность мерзлоты препятствует работе дрен, проложенных при мелиорации болот, именно в то время, когда надо быстро сбросить воду тающего снега.

Обильные дожди во второй половине лета вызывают обводнение болот, заливание значительной части их полыми водами, что влечет за собой повышенную зольность торфа. Это несколько улучшает его физические свойства, но уменьшает теплотворную способность и мало влияет на повышение плодородия корнеобитаемого слоя торфяной почвы. Намытые минеральные вещества состоят преимущественно из кремнезема и полуторных окислов железа и алюминия, крайне мало жизненно важных соединений калия, фосфора, кальция, магния и микроэлементов, за исключением марганца.

Весьма интересно и вскрытое автором водорегулирующее значение болот. Из-за большой влагоемкости верхних слоев залежи после пересыхания во время весенне-летней засухи болота поглощают и удерживают огромные количества воды, выпадающей с дождями во второй половине лета. Особенно велико значение зыбунных болот в поглощении воды атмосферных осадков. Водная прослойка в торфяной залежи увеличивается в это время с 5 до 100 см. Однако благодаря горному рельефу болот здесь недостаточно для того, чтобы предотвратить паводки. Но в тех районах, где болота занимают значительные площади, сроки наступления паводков запаздывают, подъем воды идет заметно медленнее, максимальные расходы воды меньше и сдвигаются на более позднее время.

Рецензируемая монография состоит из четырех глав. Первая — «Причины, условия и сущность болотообразования» (21 с.), вторая — «Закономерность формирования и динамика болотных биогеоценозов» (95 с.), третья — «Классификация болотных биогеоценозов» (35 с.), четвертая — «Природные особенности и пути использования болотных биогеоценозов» (33 с.).

В первой главе Прозоров излагает общетеоретические установки болотоведения. Глава подразделяется на подглавы: «Причинно-следственные цепи явления болотообразования и его сущность», «Критерии разделения суходольных и заболоченных земель», «Условия болотообразования». В целом глава хорошо написана и развиваемые в ней положения не вызывают возражений. Имеются лишь некоторые частные замечания.

На с. 13 приводится оригинальная схема причинно-следственных связей в процессах образования болот при заболачивании суши. К схеме надо бы добавить, что в ряде случаев проникновение корней растений в глубь почвы и интенсивность разложения растительных остатков лимитирует не уменьшение содержания кислорода, а накопление до токсического уровня углекислоты в почвенном воздухе (Бабиков, 1971, 1974). К категории болотных (с. 13—14) автор относит биогеоценозы с аккумулятивным типом материально-энергетического обмена. Однако этим определением не охватывается собственно дистрофная (Лопатин, 1980, 1985) стадия развития болотных фаций, когда торфообразование прекращается и разложение торфа преобладает над приростом фитомассы. Далее Прозоров включает в определение условия развитии болот: недостаток кислорода (где?), возрастающий запас влаги (по-видимому, имеется в виду — в торфяной залежи, тогда это правильно) и сокращение обводнения водоемов. Между тем наибольшее увлажнение болот независимо от их происхождения наблюдается на первой (эвтрофной) и последней (собственно дистрофной) стадиях развития. На первой — за счет обводненной поверхности, на последней — за счет образования вторичных озерков.

Не совсем правильно Прозоров цитирует В. Д. Лопатина: «Лишь В. Д. Лопатин (1971) полагает, что на болотах фитоценозы нередко испытывают недостаток влаги» (с. 12). Между тем в статье 1971 г. и некоторых других работах Лопатина речь идет не о болотах вообще, а только о повышениях микрорельефа. Засушливые явления на них установлены не Лопатиным, а В. В. Романовым (1961) на основании детальных многолетних гидрофизических исследований и анализа климатических условий. Как известно, в Северо-Западной Европе и даже в дождливой Англии (Шоу, 1955) в вегетационный период наблюдается дефицит влаги, т. е. испарение преобладает над осадками. Этот дефицит в отдельные годы достигает 190 мм, редко более. Для бесперебойного снабжения растительности влагой почва должна иметь именно такой запас (190 мм) воды в корнеобитаемом слое в доступной для растений форме. При меньших запасах влаги засухи неизбежны. Исходя из этих соображений и была предложена идея кислородной мелиорации обводненных почв без удаления воды (Лопатин, 1947, 1963.)

Несколько упрощенно изложена Прозоровым сущность процессов торфообразования и разложения. Автор не акцентирует внимания на резких различиях этих процессов в деятельном и инертном горизонтах торфяной залежи. Начало торфообразования несомненно связано с дефицитом кислорода в почве. Против этого возразить невозможно. Однако в процессе развития болота, точнее, болотного массива, непременно появляется хорошо аэрированный деятельный горизонт, с чем и связано поселение растений негидрофильных экогрупп. Острый дефицит кислорода остается в инертном горизонте, в котором консервируется неуспевший разложиться растительный опад. Причин его неполного разложения много (Лопатин, 1982) — дело не только в кислороде. Сработка торфа на осушенном болоте идет не столько от сокращения дефицита кислорода, сколько от ветровой эрозии во время обработки почвы (вспашка, боронование и т. д.), что редко учитывается. При залужении осушенных торфяников многолетними травами биологическая и все другие формы эрозии прекращаются.

Очень детально и убедительно автор характеризует особенности возникновения и развития болот на юге Дальнего Востока, вкратце изложенные нами в начале рецензии и автором на с. 24—26 в резюме к первой главе.

Вторая глава начинается с теоретического введения, в котором подробно, с привлечением литературных данных разбирается идея развития в биогеоценологии и болотоведении. В основном автор придерживается концепции В. Н. Сукачева, развивая ее применительно к конкретным условиям юга Дальнего Востока. Кроме привлеченной к разбору данного вопроса литературы, следовало бы обратить внимание на то, что основную причину саморазвития болот первым указал В. Р. Вильямс (1946). Весьма обстоятельно, на основании изучения всех имеющихся палеогеографических данных изложена подглава «Динамика заболачивания как результат изменения климата в голоцене». Анализируемый здесь материал несомненно имеет большую познавательную ценность. В этой же подглаве даются районирование болот, схематическая карта их распространения, строение торфяных залежей по всем выделенным болотным районам.

В подглаве «Влияние на образование и развитие болот колебания базиса эрозии» подробно излагаются особенности влияния изменения базиса эрозии на развитие болот в Нижнеамурской и Эворон-Чукагирской низменностях и Среднеамурской долине. Приводятся многочисленные графики, профили, стратиграфические колонки торфяной залежи. Все это изложено четко. Можно сделать лишь небольшие замечания: «Недостаточное увлажнение» (с. 53) хорошо бы снабдить количественными данными, например запасами доступной растениям воды в корнеобитаемом слое почвы. Вообще не следует пользоваться относительными понятиями безотносительно, как, к сожалению, это общепринято. Весьма интересно изложены подглавы «Эндодинамическое развитие болот» и «Эндо-экзогенное развитие болот», причем экзогенность обусловлена пожарами, которые были здесь и до заселения местности человеком. С пожарами автор связывает мерзлотные останцы и термокарсты. Приводятся многочисленные анализы зольного состава болотных растений, в том числе и сфагновых мхов, а также данные по содержанию меди, цинка, молибдена и марганца.

К сожалению, Прозоров не принял во внимание существующие и обоснованные рекомендации (Скрынникова, 1977; Лопатин, Пятецкий, 1977, и др.) о необходимости пересчитывать данные химических анализов почвы на единицу объема, поэтому приведенные автором цифры дают искаженное представление об истинных свойствах торфяных почв. Очевидно, в связи с этим автору кажется парадоксальным существование олиготрофных болотных биогеоценозов на будто бы олиготрофно-мезотрофных почвах (с. 97). При пересчете результатов агрохимических анализов на единицу объема парадоксы исчезнут.

Прозоров приводит ряд аргументов против дистрофной стадии развития болот. Это недоразумение. Согласно Лопатину (1980, 1985), дистрофная стадия развития возникает в центре выпуклых болотных массивов. Вершина выпуклых болот раньше других частей болотного массива переходит на атмосферное водное питание. Здесь в наибольшей степени происходят обеднение субстрата для растений и уменьшение (в связи с этим) прироста фитомассы. Начинают преобладать процессы разложения, прекращается накопление торфа. Крайнее обеднение субстрата узнается в натуре по господству лишайников на повышениях микрорельефа, печеночных мхов в мочажинах и большому числу вторичных озерков. Согласно автору монографии, на юге Дальнего Востока дистрофной стадии развития болот нет и не может быть, поскольку «эндодинамическое развитие в связи с ростом болотных массивов. . . еще не привело к выпуклой стадии» (с. 103). Деградация же болот, связанная с понижением базиса эрозии или изменением климата, может быть вызвана на любой стадии эндогенного развития и никакого отношения к дистрофной стадии развития не имеет. Нельзя так резно отделять сухость от бедности почвы (с. 103). При экологической интерпретации местопроизрастаний надо иметь в виду, что пища в растение поступает в водном растворе. Нет воды — нет пищи.

Несмотря на обширный материал, приведенный в монографии Н. И. Пьявченко (1955) об образовании и развитии бугристых болот, Прозоров привлекает новые материалы и находит новые объяснения этого интересного явления на юге Дальнего Востока, имеющего место так далеко от основного ареала распространения бугристых болот.

Третья глава, в которой автор излагает свои вполне оригинальные взгляды, посвящена классификации болотных биогеоценозов. Вначале критически разбираются существующие классификации. К сожалению, в этой главе не отграничивается эндогенетическая классификация болот от классификации болотных массивов, поэтому малоискушенному читателю в ней трудно разобраться. Резюмируя обзор литературы, автор правильно пишет, что классификация в значительной мере определяется спецификой болот отдельных районов и ее целями и что в качестве классификационного признака никто, кроме него, не использует почвы. Однако неверно, что классификация болотных биогеоценозов ранее никем не производилась. Биогеоценоз Прозорова и Пьявченко в принципе соответствует фации Галкиной, Лопатина, Глебова, микроландшафту Иванова, Романова, фитоценозу Тюремнова, эпиморфе Аболина, участку Боч, Василевича. Далее приводится критический разбор классификаций болотных почв.

Это автору было необходимо, чтобы разработать свою классификацию почв, хорошо сочетающуюся с классификацией болот. В связи с этим классификация болотных биогеоценозов получилась более полной и хорошо отражающей специфику болот юга Дальнего Востока. Глава завершается кратким описанием всех выделенных автором групп болотных биогеоценозов.

В последней главе дается оценка ресурсов болот. Она иллюстрируется довольно детальной картой распределения болотных массивов по исследованной территории, причем отмечается, что зональность болот прослеживается не с юга на север, а с юго-запада на северо-восток. Большое значение придается неотектонике, действие которой в старых работах совсем не учитывалось. Далее описываются природные особенности болот в мелиоративном отношении. Автор приходит к выводу, что фонд болот, пригодных для мелиорации, очень ограничен. Глава завершается разделом об охране болот. Он иллюстрируется схемой размещения болотных массивов, выделенных на юге Дальнего Востока для охраны. Предложения по охране объектов убедительно научно обоснованы.

В кратком «Заключении» хорошо отражено содержание книги и четко резюмируются положения, развиваемые автором. Книга Ю. С. Прозорова несомненно имеет большое научно-познавательное и практическое значение и вносит много нового в изучение болот Дальнего Востока.

ЛИТЕРАТУРА

Бабиков Б. В. Влияние аэрации лесной почвы на состав почвенного воздуха. — Лесоведение, 1971, № 1, с. 62—70. — *Бабиков Б. В.* Гидрологические основы осушения торфяных почв с сосновыми древостоями: Автореф. дис. . . . д-ра с.-х. наук. Л., 1974. 40 с. — *Вильямс В. Р.* Почвоведение. М.: Сельхозгиз, 1946. 456 с. — *Лопатин В. Д.* О причинах безлесия болот. — Вестн. ЛГУ, 1947, № 9, с. 32—42. — *Лопатин В. Д.* О постановке исследований по мелиорации болот и практическое использование этой идеи. — Уч. зап. Тарт. ун-та, 1963, вып. 145, с. 47—50. — *Лопатин В. Д.* Типы режимов влажности почвы в оценке их растительностью. — В кн.: Почвы Карелии и пути повышения их плодородия. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1971, с. 80—92. — *Лопатин В. Д.* О некоторых общих вопросах болотоведения. — В кн.: Болота европейского Севера СССР. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1980, с. 5—17. — *Лопатин В. Д.* Об экологических условиях жизни растений на болотах. — В кн.: Комплексные исследования растительности болот в Карелии. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1982, с. 4—13. — *Лопатин В. Д.* О новом определении болота. — В кн.: Вопросы экологии растений болот, болотных местообитаний и торфяных залежей. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1985, с. 41—48. — *Лопатин В. Д., Пятецкий Г. Е.* Уравнение зависимости между объемным весом и степенью разложения торфа и значение пересчета агрохимических данных на единицу объема. — В кн.: Стационарное изучение болот и заболоченных лесов в связи с мелиорацией. Петрозаводск: Изд-во Карел. фил. АН СССР, 1977, с. 148—149. — *Пьявченко Н. И.* Бугристые торфяники. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 280 с. — *Романов В. В.* Гидрофизика болот. Л.: Гидрометеоиздат, 1961. 360 с. — *Скрынникова И. Н.* Некоторые особенности торфяных и торфяно-глеевых почв и способы обработки аналитических данных: Тез. докл. V делегат. съезда ВОП. Минск: Наука и техника, 1977, вып. 7, с. 200—201. — *Шоу Б. Т.* Физические условия почвы и растение. М.: Изд-во Иностр. лит., 1955. 226 с.

В. Д. Лопатин.

Институт биологии Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

Получено 14 VII 1986.

УДК 630.174.752 Бот. журн., т. 72, № 9

Helmut Schmidt-Vogt. Die Fichte. Handbuch in zwei Bänden. Unter Mitarbeit G. Jahn u. a. Bd 1. Taxonomie. Verbreitung. Morphologie. Ökologie. Waldgesellschaften. 1977. 647 S. Bd 2/1. Wachstum. Züchtung. Boden. Umwelt. Holz. 1986. 563 S. — Hamburg; Berlin: Parey. (**Хельмут Шмидт-Фогт. Ель. Руководство в двух томах.** (В соавторстве с Г. Ян и др.). Т. 1. Таксономия. Распространение. Морфология. Экология. Лесные растительные сообщества. 1977. 647 с. Т. 2/1. Рост. Выращивание. Почвы. Окружающая среда. Древесина. 1986. 563 с.)

S. A. DYRENKOV, Yu. I. MANKO. *HELMUT SCHMIDT-FOGT.*
THE SPRUCE. VOL. 1. 1977; VOL. 2/1. 1986

Хвойные лесные деревья распространены по всему земному шару. Особенно велика их роль в северных внетропических областях, где они выступают как основные строители биома тайги. Важнейшие хвойные деревья принадлежат сем. *Pinaceae*; представители рода *Picea* A. Dietrich распространены только в Северном полушарии, образуют темнохвойную тайгу. Наиболее высоко в северные широты (72 ° с. ш.) проникает *Picea obovata*; на юге (23° с. ш.) представители рода ель отмечены на Тайване (*P. morrisonicola* Hayata) и в Мексике (*P. chihuahuana* Martinez). Высотные отметки распространения представителей рода также колеблются в широких пределах: от уровня моря (*P. sitchensis* (Bong.) Carr., *P. ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. et Carr.) до высоты 4800 м в горах Китая (*P. smithiana* (Wall.) Boiss.).

Господство ельников в таежном биоме, удивительная пластичность биологии ели, способность ее формировать стабильные биогеоценозы, которые могут существовать на протяжении многих поколений на одних и тех же местообитаниях, огромная хозяйственная ценность отдельных ее видов и образуемых ими сообществ, выполняющих средостабилизирующие, средообразующие, социально-гигиенические и другие функции, — все это объясняет внимание биологов, экологов, географов, лесоводов и других специалистов к ели и ельникам. Именно с этим связано наличие специальных региональных и национальных координационных центров по исследованию темнохвойных лесов в СССР, США, ФРГ, Румынии, ЧССР и Скандинавских странах, а также международных программ, выполняемых под эгидой Международного союза лесных опытных организаций — ИЮФРО (IUFRO) — и посвященных лесным культурам ели и рубкам ухода в ее насаждениях.

В СССР в 1971 г. был создан Всесоюзный секретариат «Picea», успешная деятельность которого осуществляется уже в течение 15 лет (Фрей, 1971; публикации секретариата и его членов, включая доклады Всесоюзного совещания «Стабильность и энергетическая эффективность высокопродуктивных лесных биогеоценозов»).

Однако, несмотря на достижения в изучении отдельных видов рода ель и в региональном познании еловых лесов, а также успешное осуществление ряда местных и международных программ, до настоящего времени не было даже попытки обобщения накопленных разносторонних сведений о ели. В связи с этим представляет очень большой интерес появление в свет двух книг руководства «Ель», подготовленного директором Института лесоводства университета Фрайбурга (ФРГ) профессором Гельмутом Шмидт-Фогтом. Созданию книги предшествовала более чем десятилетняя подготовка автора, связанная с поездками почти во все районы естественного произрастания ели и с систематическим анализом всей мировой литературы. Успеху работы способствовала интернациональная солидарность исследователей ели многих стран мира.

Шмидт-Фогт известен своими многочисленными публикациями, в значительной степени посвященными ели (Schmidt-Vogt, 1970, 1972, 1974, a, b, 1976, 1977, 1978, 1981, 1983, 1985 и др.). Его глубоко интересуют не только специальные вопросы ботаники, экологии, лесоведения и лесоводства, но и такие аспекты, как эстетическая оценка ели, использование ее в медицине, роль в культуре и искусстве европейских народов и т. д.

Наш краткий обзор посвящен вышедшим двум томам (из трех запланированных автором) в издательстве Paul Parey, широкоизвестном в Европе научными изданиями по лесу. Первый том был кратко обсужден в журнале «Лесоведение» (Уткин, 1978). В первом разделе этого тома рассмотрены вопросы таксономии и филогении хвойных и отдельно рода *Picea*. В нем дается характеристика морфологии, экологии и распространения 36 видов ели: *Picea abies* (L.) Karst., *P. asperata* Mast., *P. bicolor* (Maxim.) Mayr, *P. brachytyla* (Franch.) Pritzel, *P. breweriana* S. Wats., *P. chihuahuana*, *P. crassifolia* Komarov, *P. engelmannii* (Parry) Engelm., *P. gemmata* Rehd. et Wils., *P. glauca* (Moench) Voss., *P. glehnii* (Fr. Schmidt) Mast., *P. hirtella* Rehd. et Wils., *P. jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr., *P. koyamai* Shirasawa, *P. likiangensis* (Franch.) Pritz., *P. mariana* (Mill.) Britt., Sterns et Poggenb., *P. maximowiczii* Regel ex Mast., *P. mexicana*, *P. meyeri* Rehd. et Wils., *P. montigena* Mast., *P. morrisonicola*, *P. neoveitchii* Mast., *P. omorika* (Pančić) Purkyne, *P. orientalis* (L.) Link, *P. polita* (Sied. et Zucc.) Carr., *P. pungens* Engelm., *P. purpurea* Mast., *P. rubens* Sarg., *P. schrenkiana* Fisch. et Mey., *P. shirasawae* Hayashi, *P. sitchensis*, *P. smithiana*, *P. spinulosa* (Griff.) Henry, *P. tianschanica* Rupr., *P. wilsonii* Mast. Описания видов снабжены прекрасными фотографиями, наглядно отражающими особенности морфологии деревьев и облик фитоценозов. Карты ареалов видов ели (контурные и точечные), составленные с учетом данных последних лет, представляют особую ценность. Описание каждого вида сопровождается фотографиями (иногда рисунками) шишек.

Взгляды автора на систематику и номенклатуру некоторых видов отличаются от получивших заслуженное признание в советской ботанике взглядов Е. Г. Боброва (1971), в сводке которого охарактеризовано 37 видов ели. В частности, Шмидт-Фогт придерживается понимания в большем объеме вида *P. abies*. В отличие от советских дендрологов (Соколов, Связева, 1965; Бобров, 1971; Правдин, 1975) Шмидт-Фогт не признает *P. obovata* Ledeb. за самостоятельный вид и рассматривает его как климатическую расу в Европе и географический вариант в Сибири *P. abies*. Широко распространенную на Дальнем Востоке ель аянскую Шмидт-Фогт понимает как крупный вид *P. jezoensis* (Sieb. et Zucc.) Carr., включающий в себя *P. hondoensis* Mayr., признаваемый Бобровым (1971, 1978) за самостоятельный вид. Бобров считает, что на Дальнем Востоке наиболее распространена *P. ajanensis*, а *P. jezoensis*, вероятно, представляет собой садовую форму *P. hondoensis* Mayr. Кроме того, Бобров не признает *P. tianschanica*, относя его название в синонимы *P. schrenkiana*. Есть и другие отличия во взглядах Шмидт-Фогта и Боброва, которые касаются видов, распространенных за пределами СССР.

Большой интерес представляет глава, посвященная родственным связям между видами ели, в которой рассмотрены разделение рода ель на секции, способность к скрещиванию и филогения видов ели, интрогрессивная гибридизация между видами ели, результаты хемотаксономических и палеоботанических исследований. Этой главой завершается первый раздел книги.

Дальнейшие разделы посвящены *P. abies* — «хлебному дереву» (Brotbaum) европейского лесоводства (Schmidt-Vogt, 1967), имеющему до настоящего времени большой удельный вес и в объеме лесозаготовок в СССР. Во втором разделе приведены данные о естественном и искусственном распространении этого вида; история формирования ареала в доледниковое и послеледниковое время, современный ареал. Автор придерживается точки зрения, что возможный основной путь *P. abies* в Европу начинался в Восточной Азии и проходил несколькими ветвями через Сибирь, Среднюю Азию и Гималаи. Обсуждается проблема «свободных» от ели полос в Европе и охарактеризованы основные дизъюнкции в ареале ели. Шмидт-Фогт привел подробные сведения об истории искусственного разведения ели европейской, в том числе за пределами современного ее распространения (в Северном и Южном полушариях), а также о коллекциях ели в арборетумах и ботанических садах.

Третий раздел тома посвящен морфологии и экологии *P. abies*. В нем большое внимание уделено морфологической изменчивости ряда признаков, оценено лесоводственное значение этого явления, детально рассмотрены формы кроны, тип ветвления, охвоение и опушение побегов, размеры побегов, размеры шишек и форма их чешуй, форма ствола, кора, корневые системы, описаны культивары и эколого-географические расы.

Образование эколого-географических рас рассмотрено на примере географических культур ели в разных странах. Подведены итоги международных опытов по изучению происхождения, проведенных под эгидой ИЮФРО. Закономерности эколого-географического образования рас ели установлены по ряду признаков: ритму сезонного развития, биохимическим показателям, обеспеченности элементами питания, устойчивости к засухе, к корневой губке и т. д.

Завершается этот раздел подробной экологической характеристикой вида и выяснением факторов, ограничивающих его распространение. Проведены некоторые сравнения особенностей экологии ели европейской и других видов ели. Даны конкретные климатические показатели районов, находящихся на границах распространения (в том числе и высотных) ели, а также районов физиологического оптимума этого вида; среди показателей — температура (среднегодовая, вегетационного периода, июля, амплитуда), число дней с температурой >10 °C, осадки (среднегодовые, за вегетационный период, за июль), индекс аридности (за год, за июль), фактор осадков (за год, за вегетационный период). Показано, что экологический оптимум ели не совпадает с оптимумом фитоценотическим.

В последнем разделе характеризуются лесные сообщества с господством ели в Европе. Описание сообществ дано по регионам с соблюдением традиций, методик и терминологии трех крупнейших фитоценологических школ Европы: среднеевропейской (Цюрих-Монпелье), скандинавской (североевропейской) и русской. Каждая из них охарактеризована в начале раздела, где разобраны также основные понятия (социологические, экологические, эколого-социологические группы видов; дифференциальные, доминантные, географические дифференциальные виды; климаксовое сообщество и т. д.) и обсуждаются принципы вертикального и горизонтального разделения растительности. Рассмотрены общие принципы описания и систематики еловых сообществ и показано место еловых лесов в системе классификации растительности. Характеристика еловых сообществ приведена по двум главным областям распространения ели: 1) средняя и юго-восточная часть европейского ареала ели, 2) северо-восточная часть этого ареала. В первой области описание еловых лесов дано применительно к крупным горным системам (Альпы, Балканы, Восточные и Южные Карпаты, Герцинскозападнокарпатский округ), во второй — еловые леса характеризуются по флористическим провинциям (скандинавской, северорусской и сарматской). Климатически обусловленные заключительные еловые сообщества рассматриваются в пределах высотных ступеней (их насчитывают до четырех — внутренняя субальпийская, высокогорная, горная и равнинная) и объединяются в четыре большие группы (черничные, широкотравные — на известковых местообитаниях, высокотравные, сфагновые), которые расчленяются по двум направлениям — ботанико-географическому (на основе географических дифференциальных видов) и эдафическому (по различию в трофическом и водном режиме местообитаний, выявляемому благодаря учету социолого-экологических групп видов).

Второй том (первая книга) открывается многоплановым разделом, посвященным росту ели. В первой главе разобраны основы формирования вещественной продукции: экология газообмена (фотосинтез, дыхание, транспирация, газообмен и факторы окружающей среды, газообмен в насаждении и некоторые другие вопросы), ассимиляционный аппарат и прирост (учет кроны и ассимилирующих органов, строение и развитие кроны, влияние размеров кроны на продуктивность, крона и прирост ели с различными типами ветвления, крона и прирост в однородном еловом насаждении, а также в девственных смешанных насаждениях и в выборочном лесу, влияние лесоводственных мероприятий на размер кроны и прирост).

Во второй главе рассмотрен рост отдельного дерева: строение побега, ход суточного и годичного прироста, а также прироста в высоту и по диаметру в течение всей жизни, сезонный рост корней. Здесь приведены сведения о крупнейших и наиболее старых деревьях ели в Европе.

В третьей главе описан рост ели в чистых насаждениях. В качестве самостоятельного вопроса рассмотрено влияние размещения растений и прореживания на рост древостоя. Подведены итоги лесохозяйственных опытов в различных странах по лесным культурам и рубкам ухода (часть этих опытов выполнена по международным программам); освещены вопросы, касающиеся установления оптимальной площади питания и оптимальной густоты древостоев, приведены сведения об опытных таблицах хода роста, массовых, сортных и сортиментных таблицах ели в Европе.

Следующая глава первого раздела посвящена росту ели в смешанных насаждениях. Она содержит материалы о смешении ели со светолюбивыми и теневыносливыми древесными породами. Рассмотрен рост ели в елово-пихтово-буковом выборочном лесу, в субальпийских еловых выборочных лесах, в девственном лесу; сопоставлена продукция еловых лесов с лесами из других древесных пород и с другими экосистемами Земли, а также приведены сведения об аккумуляции энергии в еловых лесах. Сделан вывод о том, что еловые леса умеренных широт, производящие ежегодно до 13—16 т/га сухого вещества, относятся к наиболее высокопродуктивным экосистемам Земли.

Раздел книги «Генетика и разведение ели» содержит характеристику кариотипа, освещает генеративное и вегетативное размножение ели, генетическую неоднородность вида, в том числе неоднородность внутри популяций, разведение ели, генетические ресурсы этого вида.

В третьем разделе рассмотрены дискуссионные проблемы влияния насаждений ели на почву, оценены масса и качество подстилки, отпад корней, охарактеризованы строение почв и баланс влаги, реакция почв, гумусовое вещество, состав микроорганизмов и микробиологическая активность, минеральное вещество, изменение почвы, бывшей под сельскохозяйственным пользованием, под влиянием ели.

Специальный раздел книги посвящен влиянию еловых лесов на окружающую человека среду. В нем рассмотрено воздействие еловых лесов на баланс влаги и качество воды, на чистоту и качество воздуха, оценена роль елового леса в защите от шума и лавин, описано санитарно-гигиеническое и эстетическое значение елового леса, показана его роль в пчеловодстве. При описании использования ели в народной медицине приведены некоторые рецепты для лечения некоторых болезней. В заключительной части этого раздела отмечено место ели в культуре и искусстве европейских народов (ель в мифологии и обычаях, в поэзии, живописи, музыке и философии Готтлиба Фихте). Примечательно, что ель вдохновляла многие творческие личности. Например, стихи Генриха Гейне «На севере диком. . .», известные многим по переводу М. Ю. Лермонтова, были посвящены не сосне, как перевел нам поэт, а ели: скрипки — творения Амати и Страдивари — были сделаны из ели. . .

Наконец, последний раздел первой книги второго тома отведен монографическому описанию древесины ели, включая особенности древесины сучьев и корней, строение коры. В нем нашли отражение анатомия, химические и физико-технические свойства древесины, защита ее от разрушителей, оценка добротности, способы сортировки, области применения древесины ели.

Литература в этой книге, как и первом томе, сгруппирована по основным разделам (например, рост ели, генетика и разведение ели и т. д.; литература о влиянии еловых лесов на окружающую человека среду приведена по отдельным вопросам). Это ускоряет поиск нужных источников в обширном перечне. Обе вышедшие книги имеют предметные указатели.

Подводя итоги конспективной характеристики вышедших двух книг руководства «Ель», нельзя еще раз не обратить внимание на чрезвычайно широкий круг научных и хозяйственных проблем, по которым приведены и обобщены многочисленные материалы.

В подготовке первого тома участвовали G. Jahn, написавшая раздел о фитоценологии ельников, D. Fogellener, рассмотревший систематическое положение хвойных; F. Kral, осветивший вопрос о распространении ели в Альпах. В первой книге второго тома раздел о влиянии насаждений ели на почву подготовил K. E. Rehfness; раздел, посвященный древесине ели, — W. Lise и D. Dujesifken, в написании отдельных небольших разделов участвовали и другие авторы.

Но основная работа по подготовке этих изданий выполнена Шмидт-Фогтом. Ему принадлежат не только сама идея фундаментального многопланового руководства, посвященного одной из интересных и очень ценных древесных пород, тщательно продуманный план поистине энциклопедической характеристики этого вида, но и отбор, систематизация, анализ и обобщение материалов по широчайшему кругу научных проблем. Стройность и строгость композиции работы, сжатое изложение проблем в их современном состоянии, показ многих вопросов в их историческом развитии, бережное отношение к цитируемым сведениям и тщательный отбор иллюстративного материала — все это отвечает принципу, положенному Шмидт-Фогтом в основу работы. Этот руководящий принцип сформулировал один из основоположников научного лесоводства Генрих Котта: «представить явление в целом, подвергнуть его многостороннему рассмотрению, сформировать о нем беспристрастное мнение и указать на то, от чего оно повсеместно и в основном зависит». Шмидт-Фогту удалось соблюсти этот верный принцип.

В настоящее время идет работа над второй книгой второго тома руководства — «Болезни. Отмирание ели. Лесоводство. Девственный лес. Хозяйственный лес». Ее выходом в свет завершится это не имеющее аналогов в мировой лесной науке издание.

Книга прекрасно оформлена: высокое качество полиграфии, безупречно воспроизведенные иллюстрации, отличная бумага.

К руководству будут постоянно обращаться все специалисты различного профиля, занимающиеся изучением ели и еловых лесов. Оно будет способствовать принятию оптимальных решений, основанных на результатах научного познания, а не только на вере в опыт.

Руководство займет почетное место среди фундаментальных ботанических и экологических трудов, без которых невозможен прогресс лесоводства — этой древней и вечно молодой науки, значимость которой будет возрастать по мере усиления воздействия человеческого общества на окружающую среду.

Перевод руководства на русский язык, на наш взгляд, весьма желателен.

ЛИТЕРАТУРА

Бобров Е. Г. История и систематика рода *Picea A.* Dietr. — В кн.: Новости систематики растений. 1970. Т. 7. Л.: Наука, 1971, с. 5—40. — *Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 188 с. — *Правдин Л. Ф.* Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 176 с. — *Соколов С. Я.*, *Связева О. А.* География древесных растений СССР. М.; Л.: Наука, 1965. 265 с. — *Стабильность* и продуктивность лесных экосистем. Тарту, 1985. 191 с. — *Уткин А. И.* Рец. на кн.: Г. Шмидт-Фогт. Ель. Руководство в двух томах. — Лесоведение, 1978, № 5, с. 93—94. — *Фрей Т. Э.-А.* Продуктивность европейских ельников заслуживает согласованного экологического изучения (проект *Picea*). — В кн.: Биологическая продуктивность ельников. Материалы I Всесоюз. совещ. *Picea*. Тарту, 1971, с. 201—208. — *Schmidt-Vogt H.* Brotbaum Fichte. — Allgem. Forstzeitschrift, 1967, 22. Jg, N 19, S. 303. — *Schmidt-Vogt H.* Walbau der Zukunft. — Allgem. Forstzeitschrift, 1970, 25. Jg, N 8. (Sonderdrück). — *Schmidt-Vogt H.* Studien zur morphologischen Variabilitat der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.). — Allgem. Forst- und Jagdzeit., 1972, Hf 7. S. 133—144; Hf 9, S. 177—186; Hf 11, S. 221—240. — *Schmidt-Vogt H.* Das natürliche Verbreitungsgebiet der Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) in Eurasien. — Allgem. Forst- und Jagdzeit., 1974a, Hf 10, 11, S. 185—197. — *Schmidt-Vogt H.* Die systematische Stellung der gemeinen Fichte (*Picea abies* (L.) Karst.) und sibirischen Fichte (*Picea obovata* Eedeb.) in der Gatting *Picea*. — Allgem. Forst- und Jagdzeit., 1974b, Hf 3, 4, S. 45—60. — *Schmidt-Vogt H.* Fichtenherkünfte (*Picea abies* (L.) Karst.) der Bundesrepublik Deutschland. Erste Auswertung der Versuchsreihe 1959/66. — Allgem. Forst- und Jagdzeit., 1976, Hf 8, S. 149—163. — *Schmidt-Vogt H.* Nachkommenschaftsprüfung deutscher Fichten-Erntereviere. — Sonderbeilage Allgem. Forstzeitschrift, 1977, 32. Jg. N 28, S. 26—30. — *Schmidt-Vogt H.* Genetics of *Picea abies* (L.) Karst. — Annales Forestales, 1978, vol. 7, N 5, p. 147—186. — *Schmidt-Vogt H.* Bemerkenswertes zum Baumart Fichte. — Allgem. Forstzeitschrift, 1981, 36. Jg, N 51/52/53, S. 1364—1373. — *Schmidt-Vogt H.* Beurteilung der morphologischen und physiologischen Eigenschaften von Forstpflanzen. — Allgem. Forstzeitschrift, 1981, 36. Jg, N 9/10, S. 187—189. — *Schmidt-Vogt H.* Nadelwald-Ökosysteme. Bedeutung—Struktur—Dynamik—Gefährdung. — Allgem. Forstzeitschrift, 1983, 38. Jg. N 50, S. 1355—1359. — *Schmidt-Vogt H.* Struktur und Dynamik natürlicher Fichtenwälder in der borealen Nadelwaldzone. — Schweiz. Zeitschr. Forstwesen, 1985, Bd 136, Hf 12, S. 977—999.

С. А. Дыренков, Ю. И. Манько.

Ленинградский государственный
педагогический институт,
Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 7 IV 1987.

Д. В. Лебедев. Очерки по ботанической историографии XIX—начала XX вв. — Л.: Наука, 1986. 165 с. Т. 1600 экз. Ц. 1 р. 80 к.

A. A. YATSENKO-KHMELEVSKY. *D. V. LFBEDEV.* ESSAYS ON BOTANICAL HISTORIOGRAPHY OF THE XIX — BEGINNING OF THE XX CENTURY. 1986

Конец этого столетия характеризуется, во всяком случае в нашей стране, заметным повышением интереса к истории. Этот интерес проявляется в очень широком диапазоне. В потоке исторических публикаций не забыта и история науки. Однако в этой достаточно разнообразной — как по тематике, так и качеству выполнения — литературе гораздо больше везло физике и химии и значительно меньше — биологии, а в ее рамках особенно забытой оказалась история ботаники. Вот почему можно только приветствовать выход в свет книги Д. В. Лебедева.

Надо сказать, что история, по крылатому выражению Д. С. Лихачева, не только открывает нам будущее («Прошлое — будущему»), но часто очень важна и для нашего сегодня.

Несколько забегая вперед, напомню отдельные вехи истории учения о питании растений. Аристотель, глазу наблюдателя и логике мыслителя которого мы не перестаем удивляться спустя два с половиной тясячелетия, как известно, утверждал, что растения получают пищу из почвы через свои корни, которые, как кишечник высшего животного, впитывают питательные соки земли. Надо сказать, что эта концепция полностью отвечала практике земледельца всех истекших с тех пор тысячелетий — кто из пахарей не знает, что чем богаче почва, тем лучше и богаче растут растения. Кстати сказать, это обстоятельство ставит под сомнение известное утверждение о том, что практика — лучший критерий качества теории. Так думали две тысячи лет (а большинство продолжало так думать после этого еще полтысячелетия), до тех пор, пока ван Гельмонт в самом начале XVII в. поставил свой опыт (ставший, ксати, знаменитым целых два столетия позже), в котором ветка ивы весом (в наших мерах) 2.3 кг была помещена в бочку с землей, весившей 90.7 кг и регулярно в течение пяти лет поливавшейся дождевой водой. К концу этого срока была взвешена и ива, достигшая к тому времени (с учетом ежегодно спадавших с нее листьев) 76.8 кг, тогда как почва потеряла 56.6 г. Из этого, первого в истории человечества эксперимента по физиологии растений, ван Гельмонт заключил, что растение питается водой (что, вообще говоря, также совпадало с повседневным опытом земледельца, ибо всякому ясно, что без воды растение расти не будет). Впрочем, самому ван Гельмонту этот результат показался настолько нелепым, что опубликовал его уже сын, после смерти отца.

То, что именно Пристли приписывают честь открытия фотосинтеза, может быть объяснено лишь трогательной уверенностью англоязычных авторов в том, что настоящая научная работа — это работа, написанная на английском языке (увы, эта уверенность проявляется иногда и у русскоязычных научных работников). Пристли только установил, и это, конечно, замечательно, что растения способны очищать воздух, который своим дыханием портят животные. Ни о «фото», ни о «синтезе» здесь речь не шла. То, что это «очищение» происходит только на свету, выяснил Ян Ингенхауз, так что ему в этом открытии принадлежит хотя бы «фото». В том, что здесь имеет место именно «синтез», целиком заслуга двух швейцарцев — Жана Сенебье и Теодора де Соссюра, причем первый из них все еще полагал, что двуокись углерода растения берут из почвы — вот как долго работало обаяние Аристотеля.

Мне думается, что основное значение этого и многих других примеров из истории нашей науки — и не только ботаники — заключается в осознании того, как зыбка та конструкция, совокупность которой зовется наукой. Те мыслители, натуралисты, экспериментаторы прошлого, в частности и те немногие, которые были названы выше, по интеллектуальному уровню отнюдь не уступали даже лучшим из наших современников. Конечно, нужен микроскоп, чтобы разобраться в организации тканей растений или животных, электронный микроскоп, чтобы разобраться в структуре клетки и т. д. Но все же основной инструмент исследования окружающего нас мира — это то, что находится на плечах у исследователя — его голова. И восхищаясь тем сложным, порой извилистым путем, которым шла человеческая мысль, мы должны твердо помнить, что путь этот далеко еще не исчерпан, и то, что мы знаем сегодня, завтра покажется наивным, даже смешным. Этот урок скромности, который преподносит нам история науки, может быть, один из самых важных ее уроков.

Историография, в более обычном смысле этого слова, — это история о том, как пишется история. Таким образом, Д. В. Лебедев выступает в своей книге как историк историков. Популярный у нас когда-то историк М. Н. Покровский (1868—1932) сформулировал тезис о том, что «история, т. е. точнее — историография, это политика, опрокинутая в прошлое». В определенной степени это так — историк неотделим от своей среды и своего времени. Одна из безусловных заслуг Лебедева — показ того идеологического окружения, в котором создавались различные «истории ботаники». Всего в книге описано их девять, начиная с наиболее ранней работы Курта Шпренгеля (первое издание — 1807 г.) и до книги Эдуарда Ли Грина, полное издание которой, спустя 68 лет после смерти автора, вышло в 1983 г.

Примечательно, что из девяти историографов, труды которых подробно охарактеризованы Лебедевым, семь немецких и англоязычных (один — Дж. Р. Грин — англичанин; другой — Э. Л. Грин — американец). Здесь есть определенная закономерность — немецкая наука давно, еще с начала прошлого века, стремилась играть некоторым образом ведущую роль в мире, а в этом плане вполне естественно писать историю своей науки именно в мировом масштабе. Эта роль не очень удавалась ей в первую половину столетия, когда такой признанный столп немецкой науки, как Александр Гумбольдт, предпочитал писать по-французски, а не на родном языке, но и тогда, как это хорошо показал Лебедев в соответствующих главах своей книги, эти тенденции были достаточно отчетливы.

Первые немецкие историки ботаники К. Шпренгель и И. Шультес опубликовали свои сочинения одновременно (в 1817 г.). При всем различии между академически строгим, несколько педантичным Шпренгелем и антиклерикалом и либералом Шультесом, оба они и в начале XIX в. духовно тесно связаны с эпохой Просвещения, с ее повышенным интересом к античности и резким неприятием средневековья. В этом отношении особенно ценен труд Шпренгеля. (Полиглот и эрудит, владевший не только древними и новыми европейскими языками, он знал также древнееврейский и арабский). Собранный им материал о растениях, известных античным авторам, чрезвычайно ценен и широко использовался впоследствии рядом историков ботаники, о которых у Лебедева в дальнейшем идет речь. Но у Шпренгеля уже отмечается та концепция «приоритета немецкой науки», которая потом — в конце прошлого столетия и в первой половине нынешнего — станет лейтмотивом почти всей немецкой науки. Именно Шпренгель впервые называл авторов средневековых травников О. Брунфельса, Л. Фукса и К. Геснера «немецкими отцами ботаники», хотя в лучшем случае их можно было бы считать «отцами немецкой ботаники».

Следующие историки ботаники, привлекшие внимание Лебедева, — это авторы середины столетия: от Г. Бишофа, книга которого вышла в 1839 г., и до Э. Мейера, Э. Винклера и К. Ессена, публиковавших свои труды в середине века. Отметим сразу их отчетливое отличие от двух историков начала века, описанных Лебедевым. В настоящее время получила широкую известность периодизация истории искусств Нового времени на эпохи барокко, классицизма и романтизма. Эти эпохи — не только путь художественного восприятия мира, но и тип мышления. В этом смысле и Шпренгель, и Шультес — типичные классики с их неприятием средневековой учености и огромным интересом к классической древности. Наименее характерен Бишоф — он, так же как и его предшественники, отвергает средние века, но зато проявляет гораздо меньше интереса к античности. Мейер уже, так сказать, более романтичен. Средневековая ботаника привлекает его гораздо больше, чем предыдущих авторов. Кроме того, он вовлекает в круг своих интересов ботанику Востока — стран арабского языка, Индии и Персии. Винклер, по-видимому, мало примечателен и как ботаник вообще, и как историк ботаники, а наиболее ярким представителем этого периода является Ессен. Он вслед за Мейером показал огромное значение тех трудов, которые создавались в средневековых монастырях, и роль Альберта Великого, монаха, писавшего в XIII в., — и, может быть, с некоторым преувеличением — как основателя европейского естествознания. Диапазон авторов, рассмотренных в относительно очень небольшой книге Ессена, довольно велик, и, что специально отмечено Лебедевым, им достаточно полно представлены и русские исследователи.

Ессен лишен того воинствующего немецкого национализма, который был отчетлив в трудах его предшественников. Отдавая дань тонкости исторического анализа в труде Ессена, Лебедев подчеркивает то, что малая его популярность впоследствии была связана с его субъективностью в оценке ряда современных ему авторов и, в частности, с его резко отрицательной позицией к книгам Дарвина и концепции эволюции вообще.

Можно сказать, что с Ессеном эпоха романтизма в ботанической историографии кончилась, и следующим из рассмотренных в книге Лебедева историков ботаники был наиболее популярный из них Юлиус Сакс, трезвейший реалист, считавший, что история ботаники начинается с XVI в. Античность и средневековье, с точки зрения Сакса, особого интереса не представляли, и подробное рассмотрение этого периода он считал потерей времени. Сакс значительно расширил рамки излагаемых им трудов ботаников Нового времени, широко включив в их число эволюционные учения анатомов и физиологов растений. Яркость и сжатость языка, четкость (но не всегда сдержанность и часто необъективность) оценочных суждений сделали «Историю ботаники» Сакса очень популярной, чему способствовали переводы ее на английский и французский языки. Немецкий оригинал «Истории» был переиздан в США в 1960 г., а английский перевод выдержал 3 издания (1890, 1906 и 1967). К чести Сакса надо еще отметить, что, работая в Германии в эпоху (после 1871 г.) расцвета немецкого шовинизма, Сакс остался ему в целом чуждым (но, кстати, русские ботаники в его «Истории» практически совершенно не представлены).

Два последних историка ботаники, рассмотренных Лебедевым, — англичанин Джозеф Рейнольдс Грин и американец Эдуард Ли Грин, оба работавшие в начале XX в. Дж. Р. Грин продолжил «Историю» Сакса, завершившего свой труд работами, опубликованными до 1860 г. Дж. Р. Грин довел обзор до самого конца столетия (1860—1900). Сохранив структуру книги Сакса, Дж. Р. Грин разделил ее также на 3 части: «Морфология», «Анатомия» и «Физиология», предпослав им «Введение», в котором дан анализ основных направлений в ботанике за этот период, чрезвычайно богатый идеями и именами.

У последнего из рассмотренных Лебедевым авторов — Э. Л. Грина — очень странная судьба. Один из наиболее плодовитых американских ботаников конца прошлого и начала нынешнего столетий, Грин вместе с тем относился к ученым, заслуги которого многими его коллегами ожесточенно оспаривались. Обратившись в конце жизни к истории ботаники, он при жизни так и не смог опубликовать свой труд, издав в 1909 г. только первую его часть, привлекшую относительно мало внимания. Подлинная «литературная биография» Э. Л. Грина начинается по сути дела только в наши дни, когда в 1983 г., без малого через 70 лет после смерти автора (1915 г.), вышло полное издание его «Вех ботанической истории». В отличие от Сакса (и тем более от Дж. Р. Грина) Э. Л. Грин заканчивает свою историю ботаники Линнеем. Как одну из особенностей метода Э. Л. Грина Лебедев отмечает большое внимание, уделяемое им биографиям отдельных ботаников. При этом автор рецензируемой книги приводит любопытное суждение Э. Л. Грина, которое, впрочем, сам Грин расценивает как некоторую фантазию, о том, что великий человек в любой отрасли науки более велик, чем наука, которой он посвятил себя. При всей сомнительности этого утверждения история науки, рассматриваемая под таким углом зрения, безусловно выигрывает в художественности, что часто является серьезным преимуществом.

В книге Э. Л. Грина, по оценке Лебедева, поражает не только блестящая эрудиция автора, но и, несмотря на их иногда парадоксальность, точность и мотивированность оценок. Учитывая все достижения филологии XIX в.

в области классических языков и литературы, Э. Л. Грин сумел нарисовать более полную картину познания растений в древности, причем основной вехой в истории ботаники он считал Теофраста, относя все сведения о растениях в более древних текстах к «доботанической ботанике». Э. Л. Грин очень высоко ценил труды этого подлинного «отца ботаники», и надо отметить, что последующие историки ботаники полностью подтвердили эту оценку. Европейская средневековая ботаника Э. Л. Грином практически не освещается, и даже Альберт Великий оставлен им почти без внимания. Напротив, ботаника Нового времени (начиная с XV в.) рассмотрена Э. Л. Грином весьма подробно, причем он отвергает представление о «немецких отцах ботаники», относясь тем не менее к этим ученым (Л. Фукс, И. Бок, Э. и В. Кордусы — отец и сын) с большим вниманием.

Очень детально и красочно изложив «Вехи в истории ботаники» Э. Л. Грина, Лебедев указывает, что из всех известных ему «Историй» ботаники книга Грина, особенно в ее 2-м издании (1983 г.), наиболее привлекательна по аргументированности оценок и яркости изложения. При этом, однако, Лебедев в заключительном разделе своей книги подчеркивает, что каждый из проанализированных им девяти авторов настолько различен по своим подходам к истории ботаники и по оценкам и отдельных эпох в развитии этой науки, и отдельных личностей, что все они интересны, чем и мотивируется тот подробный анализ, который дан им Лебедевым.

Можно подвести итоги и моей рецензии: представляется, что книга Лебедева интересна в двух ее аспектах. С одной стороны, это именно история историков. Такова ее непосредственная задача, и с этой задачей Лебедев справился с характерными для него тщательностью и эрудицией. Отражая те различные оценки, которые давали своей науке ее историки, Лебедев очень ярко показывает нам смену взглядов на те или иные события ботанической истории, отражающих не только различия в уровнях познания, но и различия в миросозерцании, так ярко проявившиеся в течение XIX в. Это один аспект, вероятно, основной в представлении автора книги и, действительно, весьма существенный в смысле общефилософском. Но мне думается, что значение книги Лебедева выходит за рамки относительно узкой задачи — показать, как в течение более чем столетия менялись взгляды на историю ботаники. Дело в том, что в нашей литературе нет и не предвидется полной истории ботаники, написанной на должном не только ботаническом, но и историко-филологическом уровне. Нет, вероятно, и оснований видеть в русском переводе какую-либо книгу в этом плане (хотя в принципе иметь перевод той же книги Э. Л. Грина было бы интересно). И вот можно утверждать, что этой цели — дать краткую историю ботаники в ее квалифицированном изложении — отвечает и книга Лебедева. История ботаники в изложении описываемых им авторов дается в достаточно четкой манере и, что любопытно, по возможности без повторений, т. е. у каждого из рассмотренных девяти авторов в подробностях берется именно то, что менее четко или менее аргументированно изложено другими.

Тем самым книга Лебедева представляет собой и своеобразное пособие по истории ботаники в очень широком диапазоне дат — от первых шагов «доботанических ботаников» и до конца прошлого столетия. Именно в этом плане она нашла и — я уверен — найдет очень широкую читательскую аудиторию.

Следует, однако, пожалеть о том, что Лебедев во «Введении» или в «Заключении» не дал самое краткое описание нескольких сочинений по истории ботаники, написанных в XX в. В начале моей рецензии я указывал, что в последней четверти нашего столетия возрос интерес к проблемам истории вообще и к истории науки в частности, возможно, в связи с чем и были опубликованы некоторые не лишенные интереса «истории ботаники», нашедшие свое отражение в книге Лебедева только в виде кратких библиографических ссылок. Возможно, впрочем, что Лебедев не прекращает своих исторических штудий и Институт истории естествознания и техники опублинует закономерное продолжение рецензируемой книги. А пока же будем благодарны Лебедеву за написанную им очень интересную и очень ценную книгу.

А. А. Яценко-Хмелевский.

Ленинградская Лесотехническая академия

Получено 12 III 1987.

ХРОНИКА

УДК 002.704.31 (063)

IX СЕССИЯ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОГО ОТДЕЛЕНИЯ НАУЧНОГО СОВЕТА АН СССР ПО ПРОБЛЕМЕ «БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАЦИОНАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ, ПРЕОБРАЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ РАСТИТЕЛЬНОГО МИРА»

(с. Каменушка Уссурийского района Приморского края, 23—27 IX 1986 г.)

A. I. KUDINOV, S. S. KHARKEVITCH, L. N. EGOROVA.

THE NINTH SESSION OF THE FAR EAST BRANCH OF THE SCIENTIFIC COUNCIL OF THE USSR ACADEMY OF SCIENCES ON THE PROBLEM «BIOLOGICAL BASES OF RATIONAL UTILIZATION, TRANSFORMATION AND PROTECTION OF THE PLANT WORLD»

На базе Уссурийского заповедника им. В. Л. Комарова 23—27 IX 1986 г. состоялась IX сессия Дальневосточного отделения Научного совета по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира», посвященная ботаническому изучению охраняемых и подлежащих охране территорий советского Дальнего Востока (СДВ). В работе сессии приняли участие 82 человека, представляющих 30 учреждений (вузов, опытных станций и заповедников), в том числе ботаники Москвы, Ленинграда, Тарту, Фрунзе, Уфы, Сухуми, Апатит, Хорога, Красноярска, Новосибирска, Закарпатской обл.

На 4 заседаниях сессии были заслушаны и обсуждены 40 научных докладов, из них 22 стендовых.

Сессию открыл директор Уссурийского заповедника А.И. Кудинов, рассказавший об истории, современном состоянии и перспективах развития заповедника.

Итогам ботанических исследований в регионе в XI пятилетке был посвящен доклад **Л. Н. Егоровой** (Биолого-почвенный ин-т — БПИ). Основное внимание в докладе уделено законченным исследованиям, вышедшим из печати или завершающимся монографиями. За отчетный период в регионе защищено 5 докторских и 9 кандидатских диссертаций, опубликовано свыше 30 работ объемом более 400 печатных листов.

Так, по разделу «Грибы» вышел из печати «Определитель ржавчинных грибов Дальнего Востока», сданы в печать монографии «Почвенные грибы Дальнего Востока», «Пиреномицеты Севера Дальнего Востока» (БПИ). Готовится к печати первый том «Определители головневых грибов СССР» (БИН, БПИ). Проведена организационная работа по подготовке коллективного 10-томного издания «Низшие растения советского Дальнего Востока».

По разделу «Водоросли» опубликована брошюра «Видовой состав фитопланктона водоемов зоны затопления Колымской ГЭС» (Ин-т биологических проблем Севера — ИБПС), завершается подготовка монографии «Флора водорослей пресных водоемов Приморского края» (БПИ).

По разделу «Мохообразные» вышли в свет монографии «Мхи таежной части Магаданской области» (ИБПС) и «Листостебельные мхи Южного Приморья» (Сибирский ин-т физиологии и биохимии растений — СИФИБР, БПИ). Выполнен обзор систематики и эволюции мохообразных в палеозое и мезозое для международного издания «Руководство по бриологии» (БПИ).

По разделу «Сосудистые растения» опубликован целый ряд крупных работ, таких как 1-й том сводки «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», «Определитель сосудистых растений Камчатской обл.», «Определитель сосудистых растений окрестностей Владивостока» (БПИ), «Флора Магаданской обл.», «Крестоцветные Колымского нагорья» (ИБПС), «Флора острова Кунашир» (Ин-т морской геологии и геофизики — ИМГиГ), «Атлас древесин» (Дальневосточный государственный университет — ДВГУ), коллективные монографии — «Дикорастущие кормовые злаки советского Дальнего Востока» и «Сорные растения Приморского края и меры борьбы с ними» (БПИ).

По разделу «Природный растительный покров» вышли из печати «Жизненные формы лесных фитоценозов», «Еловые леса Шантарских островов», «Биологическая продуктивность луговых сообществ Дальнего Востока», «Луга Камчатской обл.» (БПИ), «Луга Дальнего Востока» (Благовещенский пединститут), «Лесовозобновление в кедровых лесах на восточных склонах Сихотэ-Алиня» (БПИ, Сихотэ-Алинский государственный заповедник).

Природным растительным ресурсам и их использованию посвящены следующие работы: «Промысловые морские водоросли и травы дальневосточных морей» (Тихоокеанский ин-т рыбного хозяйства и океанографии — ТИНРО), «Закономерности развития, классификация и использование болотных биогеоценозов» (Хабаровский комплексный научно-исследовательский ин-т — ХабКНИИ).

Научные основы охраны растительного мира нашли отражение в монографиях «Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана» (БПИ), «Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника» и тематических сборниках «Охрана редких видов растений советского Дальнего Востока» (БПИ, Тихоокеанский ин-т географии — ТИГ), «Цветковые растения островов Дальневосточного государственного морского заповедника» (БПИ, Ин-т биологии моря — ИБМ). Сдана в печать коллективная монография «Флора и растительность Большехехцирского заповедника», подготовленная сотрудниками БПИ и заповедника.

Выполнена карта охраны растительного покрова центральной части Дальнего Востока, где отмечены как объекты охраны редкие виды и сообщества, а также выделены территории, перспективные для создания заповедников и заказников. Опубликован буклет «Редкие виды растений и животных Хабаровского края» (ХабКНИИ).

Созданы коллекции редких и исчезающих видов растений в Ботаническом саду ДВНЦ АН СССР и в ИМГиГ. Опубликованы рекомендации по сохранению и повышению водоохранно-защитных функций лесных насаждений о. Сахалин при их эксплуатации (Сахалинская лесная опытная станция).

На основании решений предыдущих сессий Дальневосточного отделения совета и при его принципиальной поддержке на территории региона организовано 2 заповедника — Магаданский и Курильский.

За активную деятельность по охране природы ботаники БПИ и Ботанического сада ДВ награждены 6 серебряными и бронзовыми медалями ВДНХ.

О планах ботанических исследований в регионе на XII пятилетку доложила **Г. И. Оксенюк** (БПИ). **А. В. Галанин** (ИБПС) вынес на обсуждение участников сессии программу ботанических исследований ИБПС на период 1986—1995 гг. Постановка данного вопроса вызвана сменой руководства и направления деятельности ботаников этого института.

В докладе **С. С. Харкевича** (БПИ) были отражены современное состояние и задачи изучения и охраны фитогенофонда СДВ. Из общего числа 13 функционирующих в регионе заповедников состав сосудистых растений изучен в 12 заповедниках. Почти не изучен в этом отношении Магаданский заповедник, созданный на 4 участках. Для обеспечения надлежащей охраны растительного мира региона необходимо создать еще 10—12 заповедников. В первую очередь необходимо организовать Корякский, Камчатский островной, Джугджурский, Баджальский, Ханкайский и Южно-Сахалинский заповедники. Созданию заповедника должно предшествовать тщательное изучение намечаемой для охраны территории. Для обеспечения полной охраны фитогенофонда представляется необходимым составление кадастра произрастающих в заповедниках и, следовательно, охраняемых видов. Выявление состава видов, не включенных в указанный кадастр, поможет организации охраны максимального числа видов растений региона. Для перехода на более высокий уровень изучения, рационального использования и охраны растительного мира региона необходимо составить программу «Растительный мир советского Дальнего Востока».

Об охране генофонда растений в рекреационных лесах Приморского края сообщил **А. Ф. Журавков** (Ботанический сад ДВ). Ведется работа по изучению рекреационных лесов, динамики растительности в зонах отдыха, определяются допустимые нагрузки и оптимальные рекреационные емкости различных типов насаждений с тем, чтобы разработать рекомендации по ведению хозяйства в них.

С докладом о состоянии и задачах изучения низших растений и мохообразных в заповедниках региона выступила **З. М. Азбукина** (БПИ). В последние годы проводятся интенсивные работы по выявлению флоры водорослей, грибов, лишайников и мхов в Большехехцирском, Лазовском, Комсомольском заповедниках. Начато изучение экологической группы водных грибов, включая низшие грибы — оомицеты.

Своеобразие лихенофлоры СДВ, нуждающейся в охране, осветил в своем докладе **Х. Х. Трасс** (Тартуский государственный университет — ТГУ). Он дал краткий обзор эндемиков и реликтов лихенофлоры региона, показал тенденции ее антропогенной динамики, охарактеризовал группы видов по классам антропотолерантности.

С методологией изучения антропогенной динамики состояния эпифитных лишайников на примере Сихотэ-Алинского и Кроноцкого заповедников ознакомил аудиторию **Г. Э. Инсаров** (Госкомгидромет). В докладе рассмотрена конструкция оптимального линейного показателя с учетом оценок чувствительности различных видов лишайников и их проективного покрытия, найденного методом линейных пересечений.

О редких и интересных видах мхов, произрастающих в заповедниках региона, рассказала **В. Я. Черданцева** (БПИ). Из 32 видов мхов, занесенных в Красную книгу СССР, на Дальнем Востоке отмечено 13, но только 4 из них растут на охраняемых территориях.

Задачи изучения, использования и охраны водорослей — источников гелеобразующих веществ осветила **В. Ф. Пржеменецкая** (ТИНРО). Она подчеркнула необходимость принятия срочных мер по охране эксплуатируемых зарослей водорослей, развития на высоком техническом уровне марикультуры и всестороннего изучения видов, перспективных для использования и культивирования.

Об итогах и задачах изучения лесной растительности на охраняемых территориях доложил **Ю. И. Манько** (БПИ). Он обратил внимание на недостаточную изученность лесов в заповедниках региона и поставил задачу о целесообразности выделения природных лесных участков-эталонов и редких растительных сообществ.

Б. С. Петропавловский (ТИГ) провел эколого-географический анализ растительности Приморского края, рассмотрел методы многомерной ординации растительности, сопоставления разноуровенных эколого-фитоценотических карт и наметил задачи изучения вековой и антропогенной динамики растительности.

Принципам и методам охраны растительных сообществ был посвящен доклад **Х. Х. Трасса**, в котором он подчеркнул необходимость проведения классификации растительности по единой современной методике, обеспечивающей унификацию и сравнимость данных. О математических методах сравнительного анализа конкретных флор заповедников и их окружения рассказал **Б. И. Семкин** (ТИГ). Об охраняемых территориях Лазовского района доложил **А. А. Таран** (Лазовский госзаповедник). Ценопопуляционные аспекты охраны растений затронул в своем выступлении **Н. Н. Лащинский** (Центральный сибирский ботанический сад — ЦСБС).

Опытом работы по изучению и организации охраняемых территорий на Южном Урале, в Тувинской АССР, Абхазии, Закарпатской и Мурманской областях поделились **Е. В. Кучеров** (Ин-т биологии БФ АН СССР), **И. М. Красноборов** и **В. М. Ханминчун** (ЦСБС), **С. М. Бебия** (Сухумский ботанический сад), **О. П. Крысь** (Горно-Карпатская с.-х. опытная станция), **В. В. Крючков** (Кольский филиал АН СССР).

Стендовые доклады были посвящены различным разделам ботаники. Так, по разделу водорослей, грибов, лишайников и мохообразных было представлено 7 докладов: об изучении альгофлоры Комсомольского государственного заповедника (**С. С. Баринова**, БПИ), о базидиальных грибах Зейского государственного заповедника как продуцентах биологически активных веществ (**Р. А. Максимова**, **Н. П. Нальмова**, **А. Н. Полин**, МГУ), южных видах мхов в бриофлоре Магаданской обл. (**Л. С. Благодатских**, ИБПС), печеночных мхах Уссурийского заповедника (**С. К. Гамбарян**, БПИ), лишайниках Кроноцкого, Лазовского и Сихотэ-Алинского заповедников (соответственно **А. Г. Микулин**, БПИ; **С. И. Чабаненко**, Лазовский заповедник; **И. Ф. Скирина**, ТИГ).

По морфологии: о строении спородермы некоторых деревянистых лиан (**Ю. С. Полийчук**, ДВГУ).

По флористике: о сосудистых растениях заповедников Большехехцирского (**А. Б. Мельникова**, ХабКНИИ), Хинганского (**Н. В. Грищенко**, Благовещенский пединститут), Уссурийского (**Л. А. Федина**, Уссурийский заповедник), Комсомольского (**В. М. Ван**, БПИ); об итогах изучения флоры сосудистых растений Хасанского района Приморского края (**Р. И. Коркишко**, заповедник «Кедровая падь»).

По геоботанике: о биоценозах Норского заказника (**А. И. Себина**, Благовещенский пединститут), ели сибирской в Магаданском государственном заповеднике (**В. А. Розенберг**, **В. Н. Дюкарев**, БПИ), об изучении вековой динамики структуры растительности Приморского края (**А. М. Короткий**, **Л. В. Маючая**, **Б. С. Петропавловский**, ТИГ).

По растительным ресурсам и озеленению: о культивировании агароноса-грацилярии (**В. Б. Козьменко**, ТИНРО), реинтродукции исчезающих растений в природные фитоценозы

(**М. А. Абанькина**, **К. А. Костенко**, **О. В. Храпко**, Ботанический сад ДВНЦ), об охране и разведении можжевельников (**З. В. Кожевникова**, Ботанический сад ДВНЦ).

По охране растительного мира: о проблемах природных охраняемых территорий Хабаровского края (**С. Д. Шлотгауэр**, ХабКНИИ), системах охраняемых территорий СДВ (**В. П. Селедец**, ТИГ), об оптимальных размерах охраняемых территорий (**Г. А. Белая**, **В. Л. Морозов**, ТИГ), охране термофильной растительности на Камчатке (**О. А. Чернягина**, Кроноцкий государственный заповедник).

В обсуждении выступили 16 человек. Принято решение о скорейшем ботаническом изучении территорий, намечаемых к охране, разработке и осуществлении рациональной зонально-региональной сети заповедников, обеспечении максимально полной охраны гено- и ценофонда растительного мира региона.

Для участников сессии были организованы экскурсии в Уссурийский заповедник, на Горно-таежную станцию, а также в г. Владивосток. Участники сессии выразили благодарность Уссурийскому горкому КПСС, учебно-опытному лесхозу Приморского сельскохозяйственного института, а также коллективу и руководству Уссурийского заповедника за подготовку и хорошую организацию IX сессии. Следующую, X сессию решено посвятить проблеме растительных ресурсов и провести ее в 1988 г. на базе Горно-таежной станции ДВНЦ АН СССР.

А. И. Кудинов, С. С. Харкевич, Л. Н. Егорова.

Уссурийский заповедник
Приморский край, Уссурийский р-н,
п/о «Каменушка»,
Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 26 XI 1986.

УДК 002.704.31 (063)

Бот. журн., т. 72, № 9

К 35-ЛЕТИЮ КОНФЕРЕНЦИЙ-ЭКСПЕДИЦИЙ БОТАНИКОВ ПРИБАЛТИЙСКИХ РЕСПУБЛИК

M. S. BOCH, L. V. TABAKA. ON THE 35-ANNIVERSARY OF THE CONFERENCE-EXPEDITIONS OF THE BALTIC REPUBLICS BOTANISTS

7—11 июля 1986 г. состоялась XVIII конференция-экспедиция ботаников Прибалтийских республик, проходившая в Восточной Латвии (Мадонский р-н) на территории Центрально-Видземской возвышенности и посвященная флоре и растительности возвышенностей Прибалтики. В ней приняли участие 90 человек, в основном из прибалтийских республик, а также из Москвы, Ленинграда, Калининграда, Минска и Киева.

Конференции-экспедиции ботаников Прибалтики имеют давнюю традицию. Они начались в 1952 г. с поездки нескольких ботаников по Латвии; немногочисленной была и экскурсия по Эстонии в 1955 г. С 1956 г. эти экскурсии приобрели более целенаправленный характер, по тематическому содержанию и организационной форме они постепенно приблизились к конференциям-экспедициям ботаников Прибалтийских республик в их современной форме. Организуются экскурсии по очереди раз в два года каждой из республик (Латвийской, Литовской и Эстонской ССР).

Ниже мы приводим список всех экскурсий:

I — 1952 г. — по Латвии
II — 1955 г. — по Эстонии
III — 1956 г. — по Западной Латвии (Приморская низменность, с посещением заповедника «Слитере»)
IV — 1957 г. — по Северной Литве
V — 1959 г. — по Эстонии (о. Сааремаа)
VI — 1961 г. — по Латвии (долина р. Даугава)
VII — 1963 г. — по Северо-Восточной Литве (Аукштайтская возвышенность)
VIII — 1965 г. — по Эстонии (Юго-Восточная Эстония и Псковская обл.)
IX — 1967 г. — по Юго-Восточной Латвии (Латгальская возвышенность)
X — 1969 г. — по Литве (Юго-Восточная песчаная равнина)

XI — 1971 г. — по Эстонии (о. Хийумаа)

XII — 1973 г. — по Латвии (древняя долина р. Гауя, национальный парк «Гауя»)

XIII — 1976 г. — по Северной Литве (низовье р. Нямунас, Куршская коса)

XIV — 1978 г. — по Северной Эстонии (национальный парк «Лахемаа»)

XV — 1981 г. — по Западной Латвии (долина р. Абава)

XVI — 1982 г. — по Южной Литве (200-летие со дня выхода «Flora lithvanica inchoata», Giliber)

XVII — 1984 г. — по Северо-Западной Эстонии (Приморская низменность, заповедник «Матсалу»)

XVIII — 1986 г. — по средней Латвии (Центрально-Видземская возвышенность)

XIX экскурсия прибалтийских ботаников планируется по Северо-Восточной Литве, в Игналинский национальный парк.

Ботанические экскурсии посвящаются в основном флоре и растительности какого-либо ландшафта: низменности, возвышенности, острова, долины реки и т. д. Они сочетают как формы конференции (научные доклады и их обсуждение), так и экскурсии в природу, во во время которых участники знакомятся с типичной и редкой флорой и растительностью данного региона. Кроме того, каждая экскурсия имеет и свою общую научную тему. Например, XV экскурсия была посвящена вопросам охраны флоры речных долин Прибалтики, XVI — 200-летию со дня выхода первой «Флоры Литвы», составленной Ж. Жилибером, XVII — флоре и растительности водно-болотных угодий и их охране (на примере Матсалуского заповедника), XVIII — флоре и растительности возвышенностей Прибалтики, а также вопросу создания Красной книги редких растительных сообществ. Помимо программы экскурсии, издаются путеводители, содержащие очерки природных условий, флоры, растительности и культурно-исторических особенностей местности. Знакомство с последними является существенным элементом всех экспедиций-конференций, так же как и с научными стационарами НИИ и другими учреждениями, расположенными в районе экскурсий и связанными с изучением природы.

Доклады или тезисы впоследствии были частично опубликованы в виде тематических сборников. Хроника о конференциях-экспедициях регулярно печаталась в «Ботаническом журнале».

Участниками этих своеобразных экскурсий являются в основном ботаники Прибалтийских республик, небольшой, но постоянный процент составляют специалисты Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (Ленинград), Москвы (МГУ), в работе последних экскурсий участвовали также ботаники Белоруссии и Украины.

Состав участников экскурсий довольно постоянный, однако в течение последних лет наблюдается процесс его обновления и в XVIII экскурсии около половины участников составляла молодежь.

Найденная удачная форма сочетания совещания с ботанической экскурсией, когда заседания проходят на лугу, в лесу, на берегу озера или реки и т. п., оказалась весьма плодотворной и жизненной. На этих экскурсиях расширяется ботанический кругозор, обсуждаются дискуссионные вопросы систематики, флористики, геоботаники, охраны растительного мира, устанавливаются творческие связи между ботаниками Прибалтики и прилегающих к ней регионов.

В числе многолетних постоянных участников и организаторов экскурсий можно назвать имена Л. Р. Лаасимер, С. Я. Тальтс, М. К. Каск, В. В. Кууск, Х. Э. Ребассоо, В. В. Мазинга, Х. Х. Трасса (Эстония), Л. В. Табака, И. Я. Фатаре, Г. Б. Гавриловой (Клявиня), З. П. Эглитс, А. П. Расиньша, Г. Т. Абеле, Э. К. Вимбы, Э. Я. Муйжарая, Р. И. Дамберга (Латвия), А. А. Лекавичюса, К. И. Брундза, М. П. Иванаускене, Е. П. Шимкунайте, Ю. Ю. Балявичене, Р. А. Будрюнаса, Р. Ю. Пакальниса, А. Ю. Тучене (Литва). Начиная с 1955—1956 гг. регулярно участвовали в экскурсиях сотрудники БИН АН СССР (Ленинград) А. М. Семенова-Тян-Шанская, Е. П. Матвеева, Ф. Х. Бахтеев.

Нет уже в живых организаторов и активных участников первых экскурсий по Латвии — Г. С. Сабардиной, К. Я. Биркмане, М. Р. Бумбуре.

Остановимся более подробно на последней, XVIII конференции-экспедиции.

Конференция открылась с посещения моренного холма Гайзинькалнс — наивысшей точки республики (312 м над ур. м.), покрытого широколиственно-еловым лесом и расположенного в ландшафтном заказнике «Вестиена». На этой местности крупные холмы чередуются с озерами; пейзажное разнообразие ландшафта высокое.

Наряду с холмом Гайзинькалнс было посещено низинное болото Яунелитис, расположенное в глубокой межхолмной впадине. В составе флоры этого болота обильно представлены редкие кальцефильные виды *Carex hostiana* DC., *C. lepidocarpa* Tausch., а также пока еще не столь редкие, но быстро исчезающие в результате интенсивного осушения заболоченных земель — *Epipactis palustris* (L.) Crantz, *Primula farinosa* L., *Pinguicula vulgaris* L., произрастающие здесь на фоне *Sphagnum warnstorfii* и *S. teres*. Эти места связаны с именем Я. Илстера (1851—1889), написавшего первый латышский учебник ботаники, а также разработавшего многие ботанические термины на латышском языке.

Во время пребывания в заказнике «Вестиена» участники экскурсии были свидетелями промчавшегося здесь сильного урагана, сломавшего лес на узкой полосе (около 200 м) длиной в несколько километров.

Следующий день был посвящен осмотру окрестностей г. Эргли, где на местности с резко расчлененным рельефом ботаники осмотрели вязовый лес на склоне глубокого оврага, в травяном покрове которого обильно представлены *Aegopodium podagraria* L., *Campanula latifolia* L., *Phyteuma spicatum* L. с участием редкого в Латвии вида *Dentaria bulbifera* L. На опушках лесов по склонах холмов местами встречается *Digitalis grandiflora* Mill.

На высоком левом берегу р. Огре в непосредственной близости от г. Эргли был осмотрен широколиственно-еловый лес, в древостое которого значительна роль вяза и ясеня, а в травяном покрове — обилие неморальных элементов, в том числе редкого вида *Allium ursinum* L.

В окрестностях г. Эргли участники экскурсии ознакомились с мемориальным хутором Браки — местом жительства известного латышского писателя прошлого века Рудольфа Блаумана.

Третий день конференции участники провели на лесном стационаре «Весетниеки», где познакомились с результатами работ по мелиорации сосновых лесов и болот. Здесь сотрудники НПО «Силава» ведут многолетние наблюдения над динамикой растительности и вод, почвенными и микробиологическими процессами.

В окрестностях стационара было показано также низинное осоково-вахтово-сфагновое болото на пойменной террасе р. Весета. В тот же день участники посетили лесную опытную станцию «Калснава», где представлена богатая коллекция интродуцированных деревьев и кустарников (727 видов). В долине р. Арона на обратном пути в г. Мадону (центр экскурсии) ботаники увидели ряд очень редких в Латвии видов — *Aconitum lasiostomum* Reichenb., *Carex rhizina* Blytt ex Lindbl., *Siella erecta* (Huds.) M. Pimen.

Четвертый день экскурсии проходил на берегу крупнейшего озера Центрально-Видземской возвышенности — оз. Алауксте, из которого берет начало р. Гауя. В литоральной зоне озера растут редкие в республике виды *Lobelia dortmanna* L., *Isoetes lacustris* L. и очень редкие *I. echinospora* Durieu, *Subularia aquatica* L. В ближайшей окрестности озера ботаники посетили небольшое низинное болотце с густыми зарослями *Betula humilis* Schrank.

Последний день экскурсии ее участники провели в заповеднике «Крусткалны» (28 000 га), основанном в 1977 г. Здесь они ознакомились с еловым лесом на склоне Тренского вала, своеобразной флорой на берегу оз. Дрейманю и прилегающих к нему окрестностей. Особое внимание ботаников привлекли заросли вида, помещенного в Красную книгу СССР (а также в республиканскую Красную книгу) *Cladium mariscus* (L.) Pohl, произрастающего на глубокой залежи пресноводного туфа, а также обилие редких видов — *Carex buxbaumii* Wahlenb. и *Schoenus ferrugineus* L. Все эти виды характерны для низинных кальцефильных болот Приморской низменности Латвии. У подножья крутого склона Тренского вала на небольшом низинном болотце ключевого происхождения участникам было показано одно из трех существующих в настоящее время местонахождений очень редкого в Латвии вида *Ligularia sibirica* (L.) Cass.

В течение пяти дней работы конференции-экспедиции были заслушаны 32 доклада и рассмотрены 18 стендовых сообщений. Заключительное заседание в г. Мадоне было посвящено обсуждению итогов конференции и общей дискуссии. В заключение хочется пожелать прибалтийским ботаникам дальнейшего развития оправдавшей себя прекрасной традиции, далеко известной за пределами Прибалтики, а ботаникам других районов нашей страны — ввести ее у себя.

М. С. Боч, Л. В. Табака.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград,
Институт биологии АН ЛатвССР,
Саласпилс.

Получено 8 I 1987.

CONTENTS

Page

Norin B. N. Some theoretical problems of phytocoenology. Coenotical system, coenotical relations, phytogenic field 1161

Glagoleva T. A., Zeynalova M. G., Gamaley Yu. V. Structural and functional characteristics of succulent desert plants of the *Chenopodiaceae* family 1175

Danilova M. F., Kravkina I. M., Crang R. E., Pechak D. Ultrastructure of stomata and leaf surface in *Populus deltoides* (*Salicaceae*) under SO_2 influence 1187

Stephyrtza A. G. Supplement to the early Sarmatian flora of Bursuk (Moldavia) 1193

COMMUNICATIONS 1203

Vinogradova K. L. Some features of benthos algal flora from Franz Josef Land archipelago 1203

Timokhina S. A. The genus *Alisma* (*Alismataceae*) in the flora of Siberia 1206

Rakov N. S. On the occurrence of *Salvia pratensis* (*Lamiaceae*) in the left bank of the Volga 1207

Tretijakova I. N. Embryonic structure development in narrow pyramidal form of *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) 1210

Shutov V. V. On seasonal development and productivity of *Vaccinium myrtillus* and *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*) 1216

Knapp H. D., Hilbig W. Botanico-geographical elements of plant communities in the southern macroslope of Khentey (Mongolia) 1220

Vlasenko V. I. The structure and dynamics of subgoltsy and subalpine woodlands of the Western Sayan 1236

Golovkin B. N. Notes on the prairies of Middle West, USA 1246

SYSTEMATIC REVIEWS AND NEW TAXA 1250

Dombrovskaya A. V. Three new taxa from the *Stereocaulon* section of the genus *Stereocaulon* (*Lichenes*) 1250

Kotukhov Yu. A. A new species of the genus *Stipa* (*Poaceae*) from South Altai 1254

Kozhevnikov A. E. A new species of the genus *Scirpus* (*Cyperaceae*) from the Soviet Far East 1255

Mikheev A. D., Magulayev A. Yu. A new species of the genus *Trifolium* (*Fabaceae*) from the Caucasus Minor 1256

Rumyantsev S. D. A new species of the genus *Agrimonia* (*Rosaceae*) from the Far East 1258

Alexeev E. B. Fescues of the *Festuca abyssinica s. l.* (*Poaceae*) group 1260

METHODS IN THE BOTANICAL RESEARCH 1269

Petrov A. P., Pogorelov S. V. On the mature pollen staining using hallocyanine 1269

CHROMOSOME NUMBERS 1271

Davlianidze M. T., Levichev I. G. Chromosome numbers in species of the genus *Gagea* (*Liliaceae*) from Central Asia 1271

CRITICS AND BIBLIOGRAPHY 1273

Pissjaukova V. V., Geltman D. V. (*A review*). Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 1. 1985 1273

Lopatin V. D. *Yu. S. Prozorov.* Patterns of development, classification and utilization of mire biogeocoenoses. 1985 1275

Dyrenkov S. A., Manko Yu. I. *Helmut Schmidt-Fogt.* The spruce. Vol. 1, 1977; Vol. 2/1, 1986 1279

Vatsenko-Khmelevsky A. A. *D. V. Lebedev.* Essays on botanical historiography of the XIX — beginning of the XX century. 1986 1284

CHRONICLE 1288

Kudinov A. I., Kharkevitch S. S., Egorova L. N. The ninth session of the Far East branch of the Scientific Council of the USSR Academy of Sciences on the problem «Biological bases of rational utilization, transformation and protection of the plant world» . . . 1288

Boch M. S., Tabaka L. V. On the 35-anniversary of the conference-expeditions of the Baltic republics botanists 1291

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

Норин Б. Н. Некоторые вопросы теории фитоценологии. Ценотическая система, ценотические отношения, фитогенное поле . . . 1161

Глаголева Т. А., Зейналова М. Г., Гамалей Ю. В. Структурно-функциональные особенности суккулентных пустынных растений из сем. *Chenopodiaceae* . . . 1175

Данилова М. Ф., Кравкина И. М., Кренг Р. Е., Печак Д. Ультраструктура устьиц и поверхности листа *Populus deltoides* (*Salicaceae*) при воздействии SO_2 . . . 1187

Штефырца А. Г. Дополнение к раннесарматской флоре Бурсука (Молдавия) . . . 1193

СООБЩЕНИЯ . . . 1203

Виноградова К. Л. Некоторые особенности флоры бентосных водорослей архипелага Земля Франца-Иосифа . . . 1203

Тимохина С. А. Род *Alisma* (*Alismataceae*) во флоре Сибири . . . 1206

Раков Н. С. О нахождении *Salvia pratensis* (*Lamiaceae*) в Заволжье . . . 1207

Третьякова И. Н. Развитие эмбриональных структур узкопирамидальной формы *Pinus sylvestris* (*Pinaceae*) . . . 1210

Шутов В. В. О сезонном развитии и урожайности *Vaccinium myrtillus* и *Oxycoccus palustris* (*Ericaceae*) . . . 1216

Кнапп Х. Д., Хильбиг В. Ботанико-географические элементы растительных сообществ южного макросклона Хэнтея (МНР) . . . 1220

Власенко В. И. Структура и динамика подгольцовых и субальпийских редколесий Западного Саяна . . . 1236

Головкин Б. Н. Заметки о прериях Среднего Запада США . . . 1246

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ . . . 1250

Домбровская А. В. Три новых таксона в секции *Stereocaulon* рода *Stereocaulon* (*Lichenes*) . . . 1250

Котухов Ю. А. Новый вид рода *Stipa* (*Poaceae*) из Южного Алтая . . . 1254

Кожевников А. Е. Новый вид *Scirpus* (*Cyperaceae*) с советского Дальнего Востока 1255

Михеев А. Д., Магулаев А. Ю. Новый вид рода *Trifolium* (*Fabaceae*) с Малого Кавказа 1256

Румянцев С. Д. Новый вид рода *Agrimonia* (*Rosaceae*) с Дальнего Востока . . . 1258

Алексеев Е. Б. Овсяницы группы *Festuca abyssinica* s. l. (*Poaceae*) . . . 1260

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . 1269

Петров А. П., Погорелов С. В. К методике окрашивания зрелой пыльцы галлоцианином . . . 1269

ЧИСЛА ХРОМОСОМ . . . 1271

Давлианидзе М. Т., Левичев И. Г. Числа хромосом видов рода *Gagea* (*Liliaceae*) из Средней Азии . . . 1271

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 1273

Письяукова В. В., Гельтман Д. В. (*Рецензия*). Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1. 1985 . . . 1273

Лопатин В. Д. *Ю. С. Прозоров.* Закономерности развития, классификация и использование болотных биогеоценозов. 1985 . . . 1275

Дыренков С. А., Манько Ю. И. *Хельмут Шмидт-Фогт.* Ель. Т. 1. 1977, Т. 2/1. 1986 . 1279

Яценко-Хмелевский А. А. *Д. В. Лебедев.* Очерки по ботанической историографии XIX — начала XX вв. 1986 . . . 1284

ХРОНИКА . . . 1288

Кудинов А. И., Харкевич С. С., Егорова Л. Н. IX сессия Дальневосточного отделения Научного совета АН СССР по проблеме «Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира» . . . 1288

Боч М. С., Табака Л. В. К 35-летию конференций-экспедиций ботаников Прибалтийских республик . . . 1291

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Г. И. Суворова* и *Е. В. Шестакова*

Сдано в набор 09.06.87. Подписано к печати 11.08.87. М-17256. Формат бумаги $70\times108^{1}/_{16}$.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 12.60.
Усл. кр.-отт. 13.05. Уч.-изд. л. 15.19. Тираж 2246. Тип. зак. 1652.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

К ст. Даниловой М. Ф. и др., с. 1188

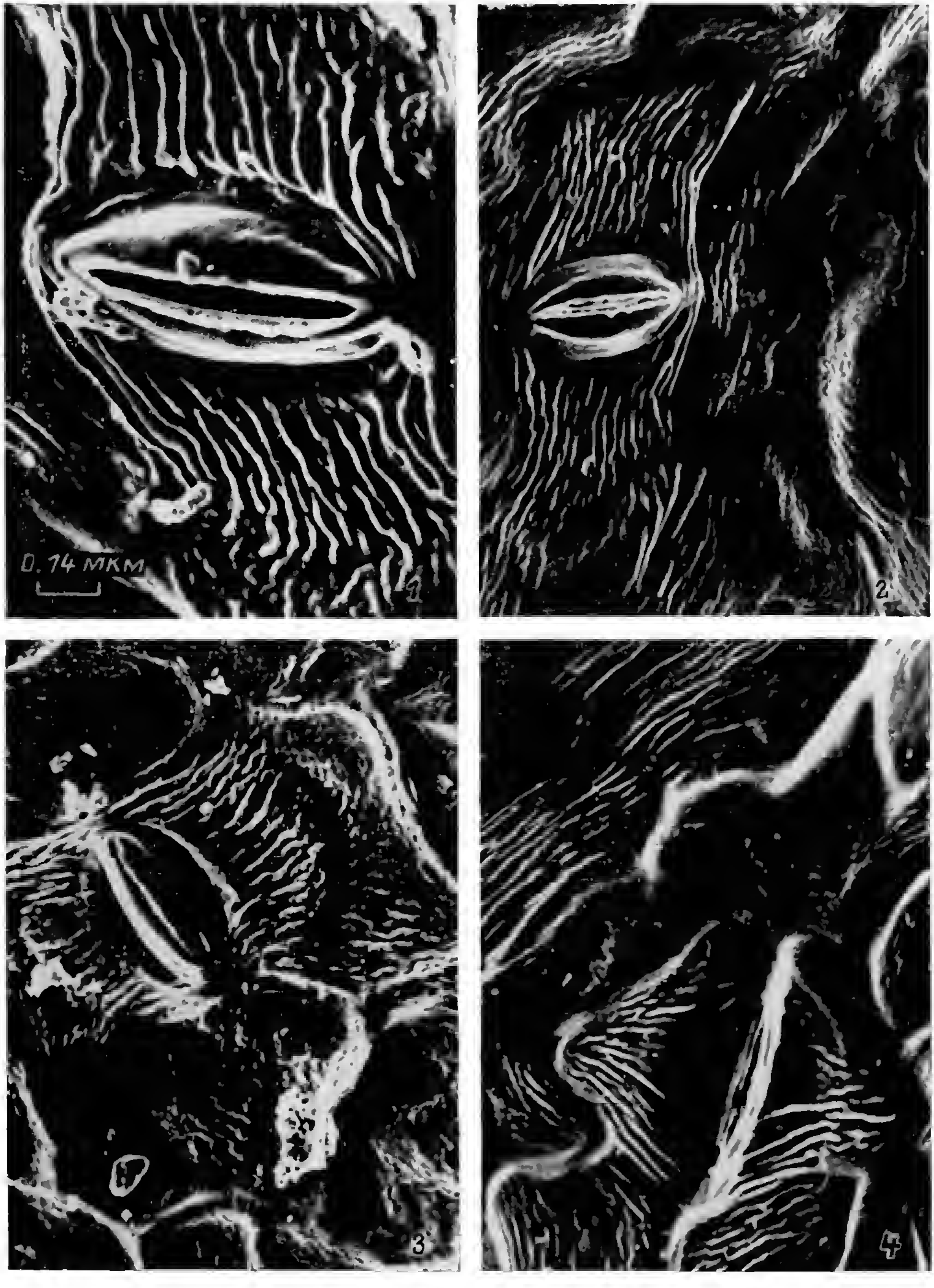


Таблица I. Фрагменты замыкающих клеток устьиц листа *Populus deltoides*.

1—3 — растения, обработанные SO_2 (0.75 частей на миллион): *1* — некротическое пятно, *2* — участок около некротического пятна, *3* — зеленый участок листа; *4* — контрольное растение.

К с. 1189

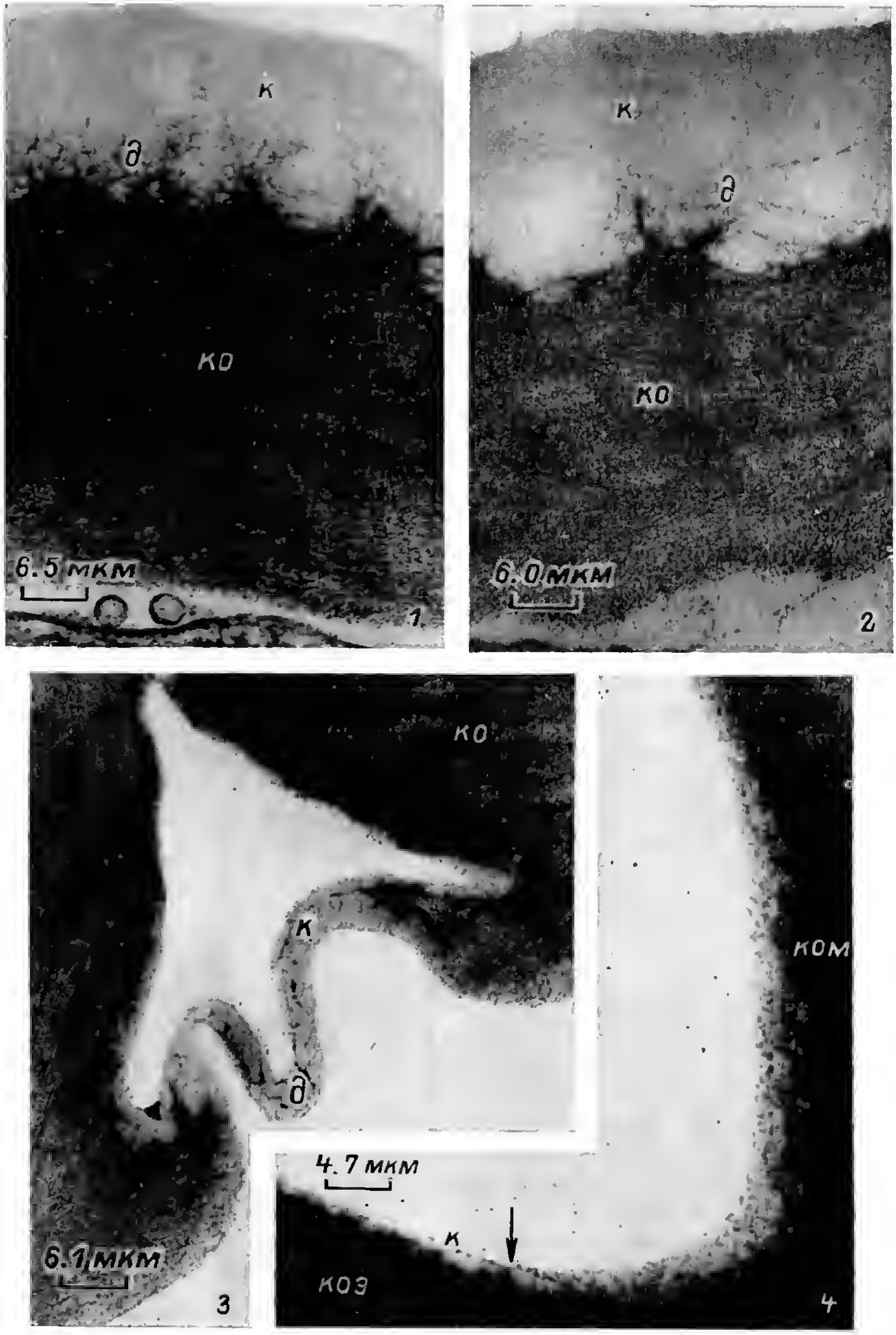


Таблица II. Фрагменты наружной стенки основных эпидермальных клеток листа *Populus deltoides*.

1 — контрольное растение; *2* — растение, обработанное SO_2 (0.75 частей на миллион); *3* — фрагмент кутикулы замыкающих клеток, обращенных к подустьичной полости (контроль); *4* — фрагмент клеточных стенок эпидермы и мезофилла, обращенных к подустьичной полости (контроль). *д* — дендриты, *к* — кутикула, *ком* — клеточная оболочка мезофилла, *коэ* — клеточная оболочка эпидермы, *ко* — клеточная оболочка.

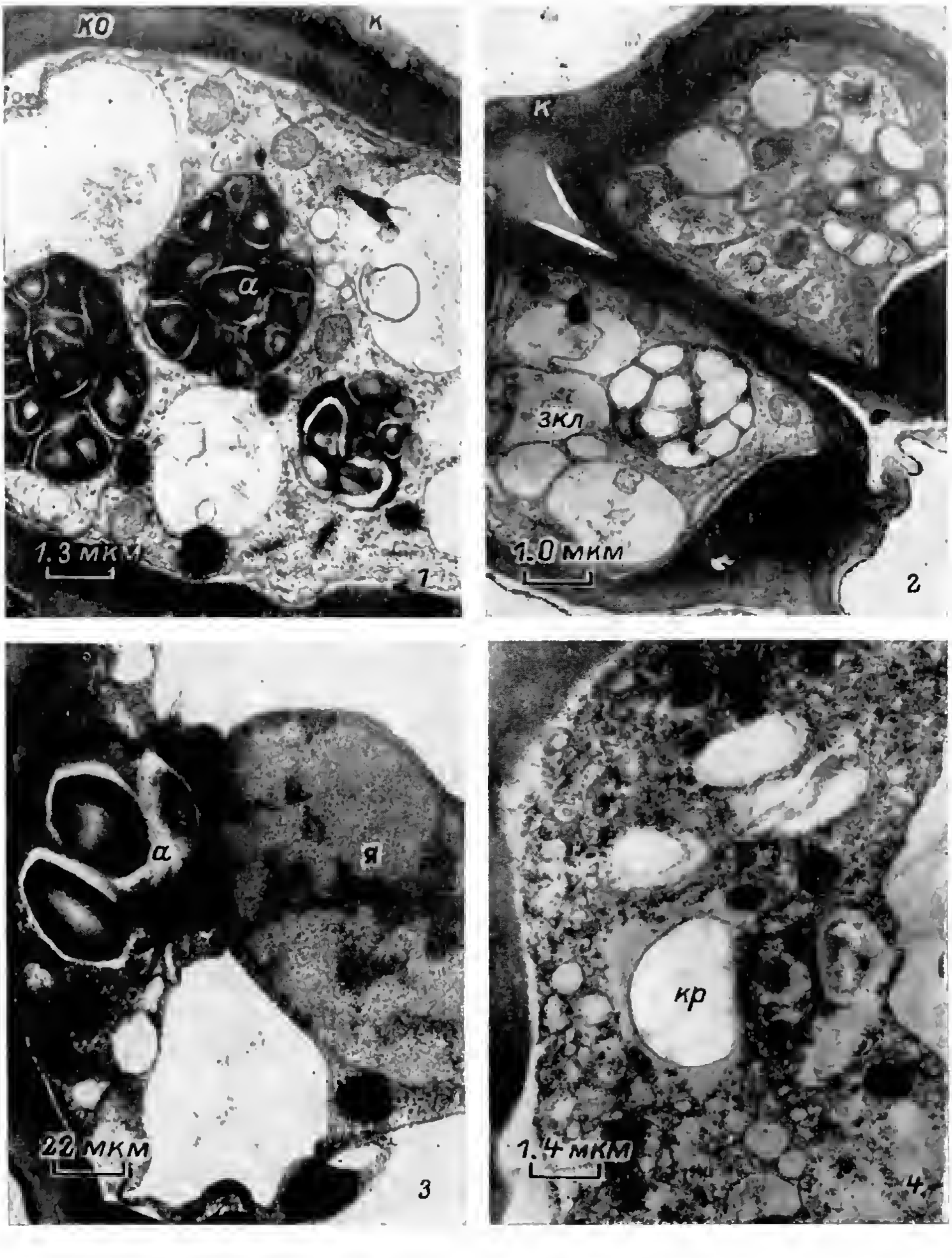


Таблица III. Замыкающие клетки листа *Populus deltoides*.

1 — контрольное растение; *2*, *4* — растение, обработанное SO_2 (0.75 частей на миллион): *2* — зеленый участок листа; *3*, *4* — некротические участки листа. *а* — амилопласт, *зкл* — замыкающая клетка устьица, *кр* — крахмал, *я* — ядро. Остальные обозначения те же, что и на табл. II.

К ст. Штефырцы А. Г., с. 1194

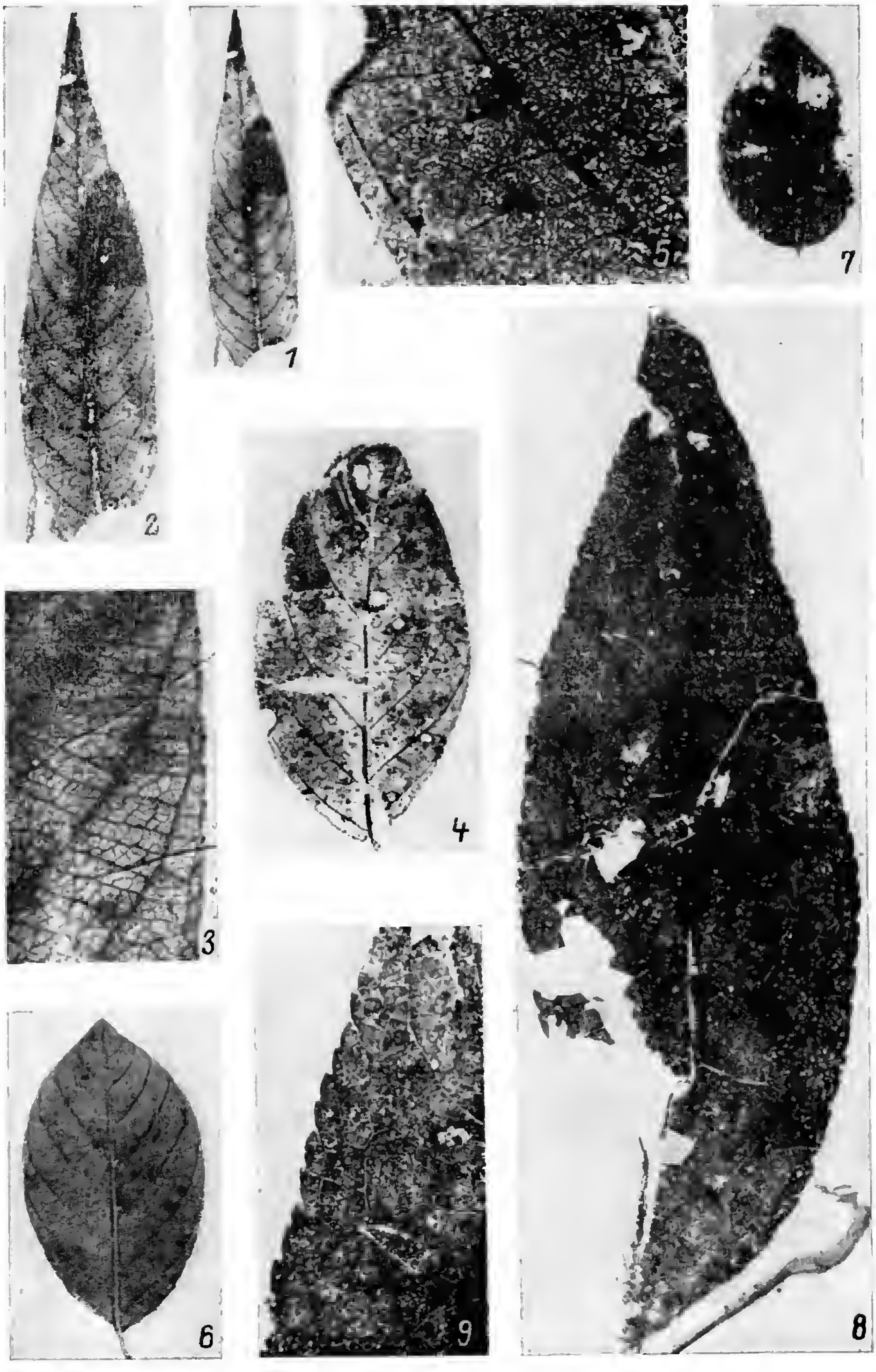


Таблица I. *Salix acutissima* (*1—3*), *Frangula rhamnoides* (*4*, *5*), *F. alnus* (*6*), *Eucommia palaeoulmoides* (*7—9*).

1 — отп. 575, нат. вел.; *2* — то же, ×1.5; *3* — то же, фрагмент, ×6; *4* — отп. 653, нат. вел.; *5* — то же, фрагмент, ×6; *6* — современный лист, нат. вел., Гербарий БИНа АН СССР; *7* — отп. 622, нат. вел.; *8* — отп. 632, ×2; *9* — то же, Фрагмент, ×3.

К с. 1190

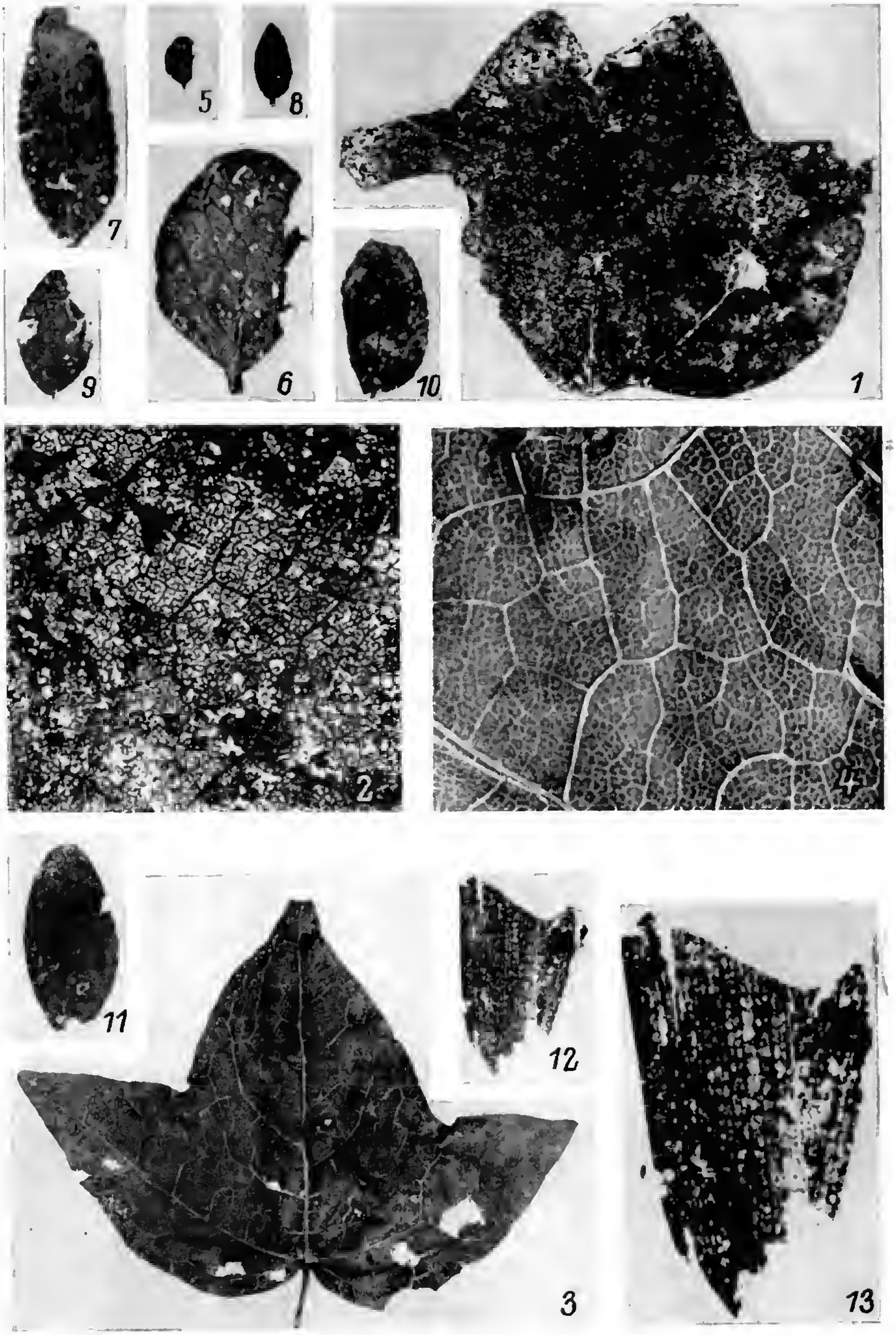


Таблица II. *Acer* sp. cf. *A. saccharum* (*1*, *2*), *A. saccharum* (*3*, *4*), *Gleditsia allemanica* (*5—11*), *Typha latissima* (*12*, *13*).

1 — отп. 1225, нат. вел.; *2* — то же, фрагмент, ×6; *3* — лист, нат. вел., Гербарий БИНа АН СССР; *4* — то же, фрагмент, ×4; *5* — отп. 1219, нат. вел.; *6* — то же, ×4; *7* — отп. 714, нат. вел.; *8* — отп. 750, нат. вел.; *9* — отп. 739, нат. вел.; *10* — отп. 708, нат. вел.; *11* — отп. 710, нат. вел.; *12* — отп. 591, нат. вел.; *13* — то же, ×2.

К ст. Третьяковой И. Н., с. 1214

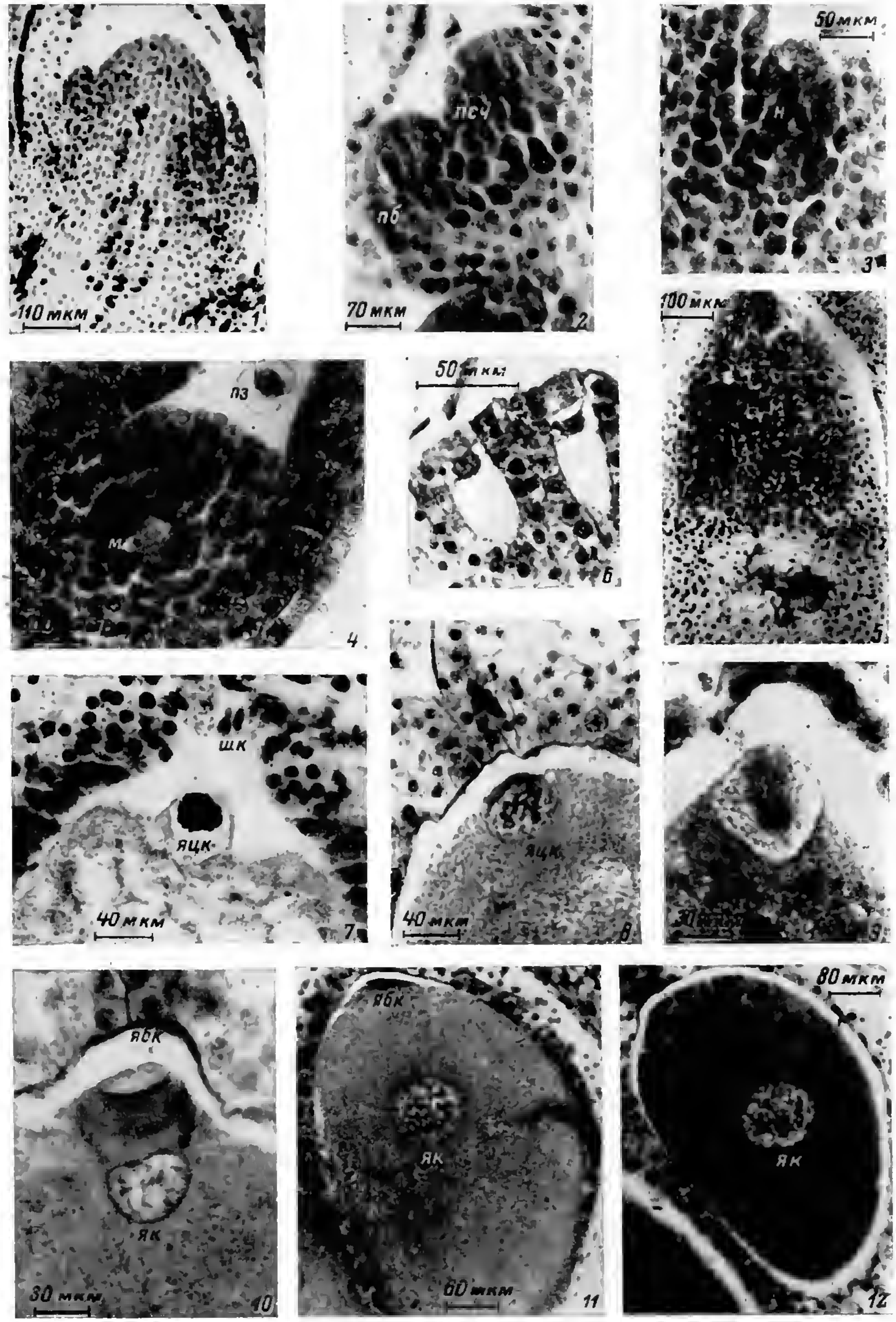


Таблица I. Формирование женских эмбриональных структур у типичных и узкопирамидальных сосен.

1 — женский генеративный апекс в год заложения (середина августа); *2* — мегастробил весной следующего года (середина мая), видно заложение примордиев семенных чешуй и брактей; *3* — формирование нуцеллуса (конец мая); *4* — опыление (пыльцевое зерно приближается к нуцеллусу, в центре нуцеллуса виден макроспороцит) (начало июня); *5* — деструкция свободноядерного женского гаметофита (середина августа); *6* — заложение архегониев в микропилярном конце женского гаметофита (начало 2-й декады июня); *7* — вакуолизированный архегоний (2-я декада июня); *8* — ядро центральной клетки перед делением (конец 2-й декады июня); *9* — деление ядра центральной клетки; *10* — образование яйцеклетки и брюшной канальцевой клетки; *11* — ядро яйцеклетки движется в центр архегония (начало 3-й декады июня); *12* — зрелый архегоний (начало 3-й декады июня). *псч* — примордии семенных чешуй, *пб* — примордии брактей, *н* — нуцеллус, *м* — макроспороцит, *пз* — пыльцевое зерно, *шк* — шейковые клетки, *яцк* — ядро центральной клетки, *ябк* — ядро брюшной канальцевой клетки, *як* — ядро яйцеклетки.

К с. 124

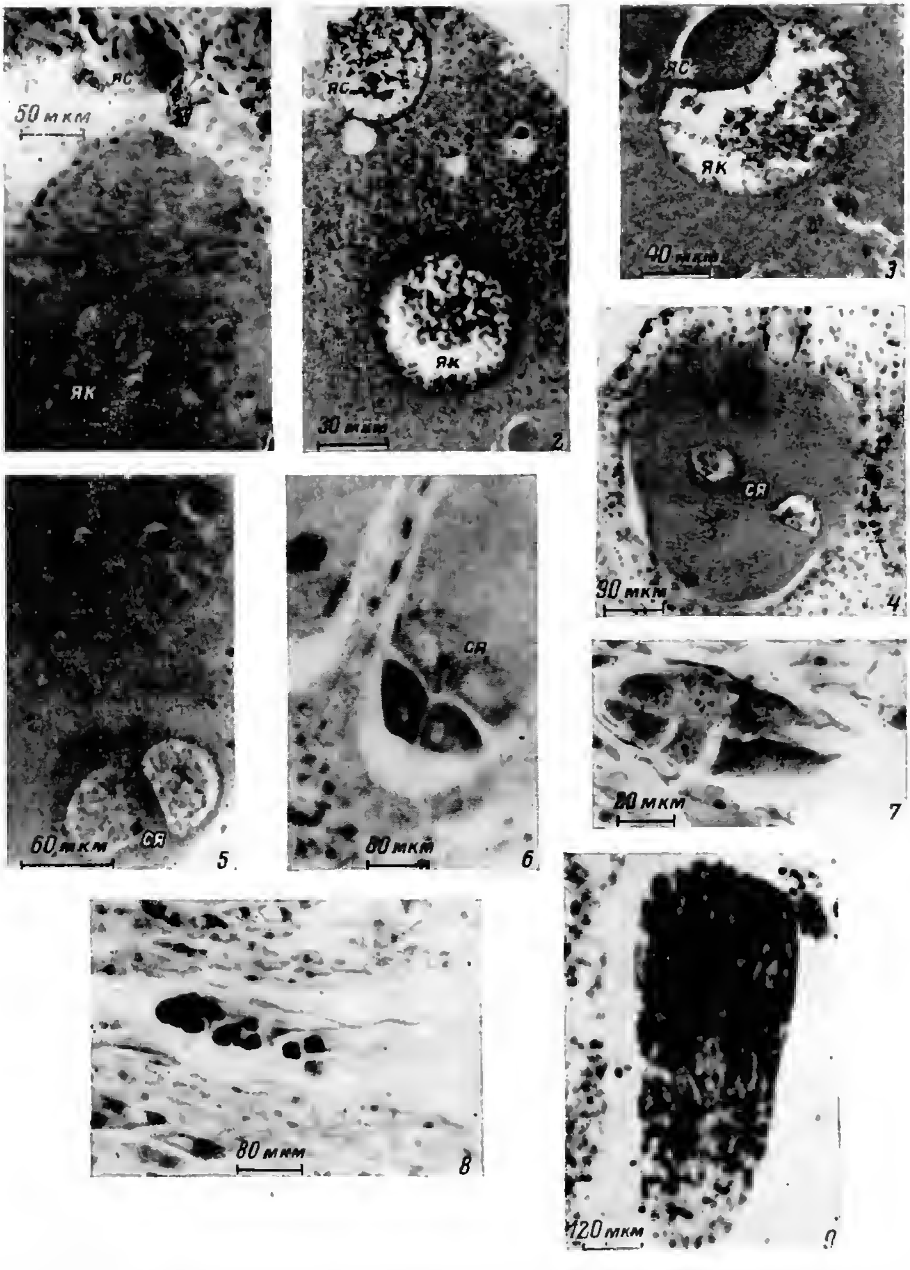


Таблица II. Оплодотворение и эмбриогенез у типичных и узкопирамидальных сосен.

1 — ядро спермия приближается к архегонию (начало 3-й декады июня); *2* — ядро спермия в цитоплазме яйцеклетки; *3* — слияние ядра яйцеклетки с ядром спермия; *4* — смещение свободных ядер проэмбрио в халазальный конец архегония; *5* — 4 свободных ядра проэмбрио у основания архегония (на срезе видны 2 ядра); *6* — 8-клеточный проэмбрио; *7*, *8* — формирование зародышей в зародышевом канале; *9* — начальный этап дифференциации зародыша (середина июля). *як* — ядро яйцеклетки, *яс* — ядро спермия, *ся* — свободноядерный проэмбрио.

К с. 1214

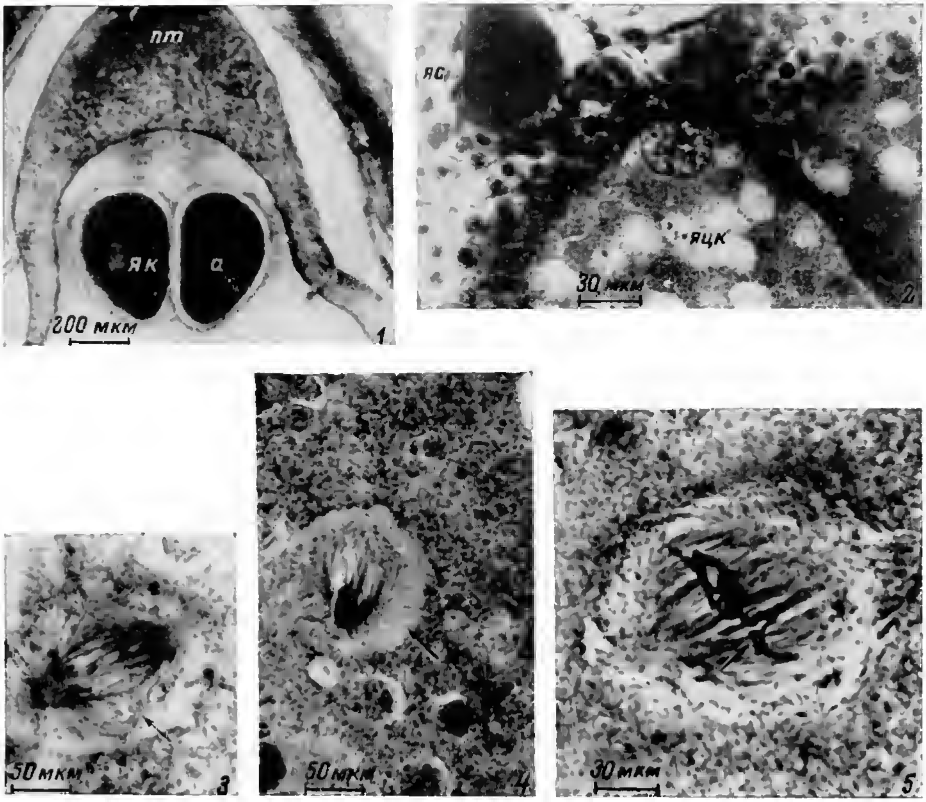


Таблица III. Нарушения в развитии семяпочек узкопирамидальных сосен в предсингамный период.

1 — зрелый архегоний (ядро яйцеклетки лежит в центре, пыльцевые трубки находятся в верхней части нуцеллуса); *2* — вакуолизированная центральная клетка архегония с ядром в апикальной части (ядро мужской гаметы приближается к архегонию); *3*, *4* — появление веретен деления в неоплодотворенной яйцеклетке; *5* — деление гаплоидного ядра яйцеклетки. Стрелками указаны сгустки хроматина и деление яйцеклетки. *а* — архегоний, *як* — ядро яйцеклетки, *пт* — пыльцевые трубки, *яс* — ядро спермия, *яцк* — ядро центральной клетки.